臺灣省農業試驗所百週年所慶學術研討會系列專刊49號

雜糧作物生產技術改進研討會專刊

行政院農業委員會
臺灣省政府農林廳 補助

臺灣省農業試驗所
中華農藝學會 主辦

臺灣省農業試驗所 編印

中華民國八十四年五月

雜糧作物生產技術改進研討會專刊

日期：中華民國八十四年五月十八～十九日
地點：臺 灣 省 農 業 試 驗 所

行政院農業委員會
臺灣省政府農林廳 補助

臺灣省農業試驗所
中 華 農 藝 學 會 主辦

臺灣省農業試驗所 編印

中華民國八十四年五月

TARI Special Publication No. 49

The Improvement of Production Technology of Upland Crops in Taiwan

Proceedings of a Symposium Held at
Taiwan Agricultural Research Institute
May 18-19, 1995

Cosponsored by
Council of Agriculture, Executive Yuan, R.O.C.
Taiwan Provincial Department of
Agriculture and Forestry
Taiwan Agricultural Research Institute
and
Chinese Society of Agronomy

Published by
Taiwan Agricultural Research Institute
Wufeng, Taichung, Taiwan
Republic of China
May, 1995

序　言

中華農藝學會與本所聯合舉辦「雜糧作物生產技術改進研討會」，國內相關學者專家與工作同仁能共聚一堂，發表研究心得及交換經驗，機會非常難得，相信對於改進本省雜糧作物生產事業，以及研議今後發展方向，必能提供極大的助益。本人謹向各位學者專家及工作同仁多年來在發展雜糧作物方面的努力與貢獻，伸致由衷的敬意與謝意。

在本省農業發展的過程中，雜糧作物扮演非常重要的角色。光復後至民國五十年代，曾經大面積栽種甘藷、大豆、落花生等作物，對供應國民主食及營養需求，都有莫大的貢獻。民國七十二年政府推行稻田轉作政策，雜糧亦爲主要替代作物，飼料玉米等的栽培面積大幅增加；而隨著國民生活水準提高，具有高經濟價值的雜糧作物如甜玉米、毛豆、紅豆等也備受重視，生產量顯著提升，毛豆與紅豆並曾大量外銷，賺取外匯，裨益農民頗鉅。在這一段歷程中，經由各位學者專家及工作同仁的共同努力，國內雜糧作物的生產技術也有很大的進步，除了針對許多作物成功的選育優良品種，大幅提升產量及品質以外，在改良栽培方法、採種技術與研發農業機械等方面也有顯著績效，對擴大栽培面積、節省勞力與降低生產成本，都有令人矚目的成果與績效。

在另一方面，由於國人生活品質提升，對雜糧的需求量急速增加，目前每年自國外的進口量達八百萬公噸之多；而國內的雜糧作物生產因受限於耕地面積狹小及日趨高昂的物價與工資，逐漸喪失競爭力，部份雜糧作物並有賴政府以保證價格收購始得生存，因而面臨極大的困境。這種困難將因我國申請加入國際關貿總協，國內農產品市場趨向國際化與自由化，及取消保價收購而日益加深。如何妥爲因應，以穩定國內雜糧作物生產，兼顧農民收益，實已刻不容緩。

政府在今（八十四）年三月發表「農業政策白皮書」，規畫調減雜糧作物栽培面積，開發具有發展潛力之地區性產品，並以鮮食雜糧及其新興加工產品爲輔導重點。如何達成政府調整雜糧作物產業之目標，有待各位共同研究與努力，亦爲舉辦「雜糧作物生產技術改進研討會」之主要目的。本次研討會邀請中央農政主管與資深學者由政策面及技術面闡述今後雜糧作物產業之發展方向，爲一大特色；又針對主要雜糧作物，由品種改良、遺傳、栽培及生理等層面廣加研議，綜合討論部份更以「加入國際關貿總協後雜糧作物何去何從」爲主題。本人深信研討會必能獲致切合實際之結論，對於改進國內雜糧作物生產提供有價值之建議。

今年適值本所建所一百週年，本人誠摯歡迎各位長官與學者專家蒞臨指導及參與研討會。回顧本所以往的試驗研究工作，雖然略具成績，對國內雜糧作物生產有相當程度的貢獻，但目前國內農業發展面臨轉型之關鍵階段，如何因應廿一世紀的需要，本所應再努力之處仍多，尙祈各位長官與學者專家多加指導，以期更創績效，裨益本省今後雜糧作物產業之發展。

本次研討會承蒙行政院農業委員會與臺灣省政府農林廳之指導與補助經費，各機關指派籌備委員共同策畫，各位學者專家積極參與，以及本所同仁戮力執行，本人確信可使研討會圓滿成功，謹藉此機會，表達深摯之謝意。

臺灣省農業試驗所所長

杜　金　池謹識

中華民國八十四年五月

「雜糧作物生產技術改進研討會」議程

時間：民國八十四年五月十八日至十九日
地點：臺灣省農業試驗所

84年5月18日(星期四)

08:30-09:00	報到	
09:00-09:20	開幕典禮	
09:20-09:50	團體照相/休息	
09:50-10:30	專題演講（一）雜糧作物生產調整方向	
	農委會農糧處	古德業處長
10:30-11:10	專題演講（二）臺灣雜糧作物品種改良的趨向	
	文化大學農學院	萬　雄院長
11:10-11:50	專題演講（三）玉米利用不同氮態肥的反應及策略	
	臺灣大學植物學系	蔡嘉寅主任
11:50-13:00	休息/午餐	

第一節　玉　米

主持人：陳建山　白　鏹

13:00-13:30	臺灣玉米品種改良之成就與展望	盧煌勝
13:30-14:00	臺灣玉米栽培技術之改進	曾清田
14:00-14:30	環境對玉米雜種優勢的影響	黃懿秦、曾美倉、王能啓
14:30-15:00	淹水對玉米生長和發育的影響	蔡秀隆、朱德民
15:00-15:20	休息	
15:20-15:50	玉米切離葉片在暗中老化機制的研究	高景輝
15:50-16:20	玉米乾物質生產及氮素利用與產量之關係	姜義展、陳烈夫、魏夢麗、劉大江
16:20-16:50	雜草逆境對不整地栽培玉米生育之影響	楊純明

84年5月19日(星期五)

第二節　高　　粱

主持人：黃懿秦　盧煌勝

08:30-09:00	臺灣高粱品種改良之成就與展望	張隆仁、黃勝忠
09:00-09:30	高粱基礎族群之遺傳研究	陳　成、江明樹、林志東
09:30-10:00	高粱胚乳蠟質基因的研究	謝兆樞、黃懿秦、林智良
10:00-10:20	休息	
10:20-10:50	水分逆境對高粱生理活性之影響	古明萱、李成章
10:50-11:20	溫度對高粱花粉活力與授粉的影響	宋濟民、陳宗禮
11:20-11:50	離層酸(ABA)與高粱幼苗耐冷性之關係	高小玲、姚明輝、盧虎生 朱　鈞
11:50-13:00	休息/午餐	

第三節　豆類作物

主持人：鄭隨和　黃明得

13:00-13:30	臺灣豆類作物品種改良之成就與展望	葉茂生
13:30-14:00	臺灣豆類作物栽培技術之改進	蔡承良
14:00-14:30	大豆種間雜交與雜交胚及胚乳發育之研究	林正斌、葉茂生
14:30-14:50	休息	
14:50-15:20	大豆種子耐水性之研究	侯福分、曾富生
15:20-15:50	毛豆開花習性與莢果產量之關係	陳庚鳳、朱德民
15:50-16:20	落花生型間雜交農藝性狀之遺傳變異	楊金興、曾富生

第四節　綜合討論

主持人：李成章、鄭隨和、柳台生、杜金池

16:20-17:00	中心議題：加入 GATT 後雜糧作物何去何從？

「雜糧作物生產技術改進研討會」參加人員名錄

行政院農業委員會
古德業　張永欣　鄭隨和　陳建山

臺灣省政府
余增庭

臺灣省政府農林廳
邱茂英　柳台生　謝健男　沈文輝
黃資國　張文國　呂坤泉　張彩泉

臺灣省政府糧食局
林學正　彭鳳振　李騰貴

臺灣大學植物系
蔡嘉寅

臺灣區雜糧發展基金會
林　興

臺灣大學農藝學系
黃懿秦　朱　鈞　陳　成　高景輝
謝兆樞　江明樹　蔡文福

中興大學農藝學系
李成章　白　鏦　朱德民　宋濟民
曾富生　陳宗禮　葉茂生　林正斌

臺灣省水土保持局
蕭榮福

文化大學農學院
萬　雄　李　良　羅筱鳳

屏東技術學院農藝系
蔡秀隆　古明萱

嘉義農專農藝科
胡懋麟　劉景平　侯清利　廖成康

亞洲蔬菜研究發展中心
顏妙蓉　吳美慧

臺灣省畜產試驗所
許福星　王永琴

臺灣省菸業試驗所
陳盛炎

臺灣省蠶蜂業改良場
林俊彥

臺灣省種苗改良繁殖場
黃武林　洪　洲　黃維東　王小華
陳紫淵

臺灣省桃園區農業改良場
張學琨　邱發祥　張粲如　林維和

臺灣省臺中區農業改良場
張隆仁　黃勝忠　沈　勳　曾勝雄

臺灣省臺南區農業改良場
曾清田　侯福分　蔡承良　楊允聰
游添榮　楊藹華　林義恭　連大進
陳振耕

臺灣省臺東區農業改良場
黃明得　郭能成　江瑞拱　趙　美
林萬居

臺灣省花蓮區農業改良場
黃山內　周明和　陳吳焜　江國忠

臺灣省高雄區農業改良場
林富雄　黃賢喜　陳庚鳳　徐錦泉
鄭士藻

嘉義農業試驗分所
程永雄　陳一心　賴永昌

臺灣省農業試驗所
杜金池　沈再發　蔡武雄　盧煌勝
蕭吉雄　彭金騰　羅幹成　梁連勝
連　深　賴吉雄　范明仁　廖慶樑
楊純明　郭益全　呂秀英　劉大江
曹文隆　鍾乃光　謝光照　何千里
黃惠娟　胡敏夫　劉新浴　楊金興
蘇慕容　李裕娟

臺灣省農會
張茂林　張信義

花蓮縣富里鄉農會
葉文正

花蓮縣光復鄉農會
張明發　林清水

臺東縣關山鎮農會

劉源利

臺東縣東河鄉農會

陳文琳　鍾祥光

桃園縣大園鄉農會

林進財　陳永來

彰化縣大城鄉農會

林秋助　吳海城

雲林縣虎尾鎮農會

蔡在華　翁春輝

雲林縣元長鄉農會

陳逸昌

雲林縣崙背鄉農會

廖萬來　廖甲木

雲林縣水林鄉農會

紀振倫

雲林縣土庫鎮農會

王添　陳水全

嘉義縣義竹鄉農會

翁富佐　陳慶昌

嘉義縣太保市農會

蘇立誠　林岳司

臺南縣鹽水鎮農會

陳茂雄　陳廷光

臺南縣學甲鎮農會

賴義雄　李明席

臺南縣麻豆鎮農會

謝明煌　郭清河

高雄縣美濃鎮農會

黃明毅　鍾炳光

屏東縣萬丹鄉農會

陳麒中　簡登國　李崑鳳

農藥世界雜誌社

謝秀娟

目　　錄

序　　言 i

「雜糧作物生產技術改進研討會」議程 ii

「雜糧作物生產技術改進研討會」參加人員名錄 iv

專題演講

雜糧作物生產調整方向 .... 古德業 1

臺灣雜糧作物品種改良的趨向 .... 萬　雄 5

玉米利用不同氮態肥的反應及策略 .... 蔡嘉寅 11

第一節　玉　米

臺灣玉米品種改良之成就與展望 .... 盧煌勝 25

臺灣玉米栽培技術之改進 .... 曾清田 43

環境對玉米雜種優勢的影響 .... 黃懿秦、曾美倉、王能啓 61

淹水對玉米生長和發育的影響 .... 蔡秀隆、朱德民 73

玉米切離葉片在暗中老化機制的研究 .... 高景輝 89

玉米乾物質生產及氮素利用與產量之關係 ..... 姜義展、陳烈夫、魏夢麗、劉大江 95

雜草逆境對不整地栽培玉米生育之影響 .... 楊純明 117

第二節　高　粱

臺灣高粱品種改良之成就與展望 .... 張隆仁、黃勝忠 125

高粱基礎族群之遺傳研究 .... 陳　成、江明樹、林志東 135

高粱胚乳蠟質基因的研究 .... 謝兆樞、黃懿秦、林智良 167

水分逆境對高粱生理活性之影響 .... 古明萱、李成章 179

溫度對高粱花粉活力與授粉的影響 .... 宋濟民、陳宗禮 193

離層酸（ABA）與高粱幼苗耐冷性之關係 ...... 高小玲、姚明輝、盧虎生、朱　鈞 203

第三節　豆類作物

臺灣豆類作物品種改良之成就與展望 .... 葉茂生 229

臺灣豆類作物栽培技術之改進 .... 蔡承良 245

大豆種間雜交與雜交胚及胚乳發育之研究 .... 林正斌、葉茂生 251

大豆種子耐水性之研究 .... 侯福分、曾富生 267

毛豆開花習性與莢果產量之關係 .... 陳庚鳳、朱德民 283

落花生型間雜交農藝性狀之遺傳變異 .... 楊金興、曾富生 299

CONTENTS

Preface ··· i
Program of the Symposium ··· ii
Participants of the Symposium ··· iv

Keynote Speeches

The Adjustment of Upland Crop Production Strategy in Taiwan ··· T. Y. Ku ··· 1
The Trend of Varietal Improvement of Upland Crops in Taiwan ··· H. Wan ··· 5
Nitrogen Nutrition and Genotype Interactions in Maize ··· C. Y. Tsai ··· 11

Section 1 - Corn

The Achievement and Prospect of Maize Breeding in Taiwan ··· H. S. Lu ··· 25
The Improvement of Cultural Practices for Corn Production in Taiwan ··· C. T. Tseng ··· 43
Influence of Environments on the Degree of Heterosis in Maize ··· Y. C. Huang, M. T. Tseng, and L. C. Wan ··· 61
Effects of Flooding on Growth and Development of Corn ··· S. L. Tsai and T. M. Chu ··· 73
The Mechanism of Dark-Induced Senescence of Detached Maize Leaves ··· C. H. Kao ··· 89
Accumulation of Dry Matter and N in Relation to Grain Yield in Corn ··· Y. J. Jiang, L. F. Chan, M. L. Wei, and D. J. Liu ··· 95
Weed Interference on the Growth and Yield of No-Till Corn ··· C. M. Yang ··· 117

Section 2 - Sorghum

Achievement and Perspectives of Sorghum Variety Improvement in Taiwan ··· L. Z. Chang and S. C. Huang ··· 125
Genetic Studies on Base Population of Sorghum ··· C. Chen, M. S. Chiang, and C. D. Lin ··· 135.
Studies on the Waxy Gene in Sorghum Endosperm ··· J. S. Hsieh, Y. C. Huang, and C. L. Lin ··· 167
The Effect of Water Stress on the Physiological Characteristics of Sorghum ··· M. S. Guu and C. C. Li ··· 179

Effect of Temperature on Pollen Viability and Fertilization of Grain Sorghum ··· J. M. Sung and C. L. Chen ··· 193
The Relationship between ABA and Chilling Tolerance in Sorghum Seedlings ··· S. L. Gau, M. H. Yao, H. S. Lur, and C. Chu ··· 203

Section 3 - Leguminous Crops

Achievement and Perspectives of Leguminous Crops Breeding in Taiwan ··· M. S. Yeh ··· 229
The Improvement of Cultural Practice for Leguminous Crops Production in Taiwan ··· C. L. Tsai ··· 245
Development of Embryo and Endosperm Derived from Interspecific Hybridization of *Glycine* ··· J. B. Lin and M. S. Yeh ··· 251
Studies on the Flooding Tolerance of Soybean Seeds ··· F. F. Houand F. S. Thseng ··· 267
Relationship between Flowering Habit and Pod Yield of Vegetable Soybean ··· K. F. Chen and T. M. Chu ··· 283
Genetical Variations of Agronomical Traits in Different Plant Type Crosses of Peanut ··· K. H. Yang and F. S. Thseng ··· 299

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所專刊第49號(1995)

雜糧作物生產調整方向

古　德　業
行政院農業委員會農糧處處長

前　　言

國產雜糧作物種類主要有玉米、高粱、大豆、落花生、甘藷、紅豆、毛豆、小米、薏苡、蕎麥及胡麻等，其用途包括飼料、食用及加工用等。這些雜糧作物種植地區遍及全省，惟以分佈於中南部地區居多。在我國即將加入國際關貿總協(GATT/WTO)之際，由於國內市場必將朝向國際化及自由化，雜糧生產面臨生產成本偏高及市場競爭力不足等問題。有鑑於此，為因應國內市場開放後之競爭壓力。上述雜糧作物的生產方向均應有所調整。

產銷概況

玉米－產區以雲嘉南三縣為主，花東地區居次。目前年栽培面積達6萬餘公頃，總產量超過28萬公噸，約佔國內總需要量的5%。目前省產玉米每公頃限量5,000公斤，由農會以每公斤15元保價收購。玉米主要供做飼料用，少部份做為加工原料。

高粱－產區主要分佈於雲嘉南三縣。目前每年栽培面積達2萬餘公頃，總產量約20萬公噸，約佔國內總需要量的百分之56%。目前省產高粱每公頃亦限量5,000公斤，由農會以每公斤14元保價收購。高粱主要供做飼料用，少部份作為釀酒原料。目前因玉米與高粱市價相近，致高粱有滯銷之現象。

大豆－產區在高屏兩縣及嘉南地區。目前每年栽培面積約5千餘公頃，總產量1萬2千餘公噸，僅佔國內總需要量的0.5%。目前省產大豆每公頃限量2,000公斤，由農會以每公斤25元保價收購。大豆主要用於產製食用油，大豆粉及飼料。

落花生－產區以雲林縣為主，約佔全省栽培面積的65%；其次為彰化，嘉義，花蓮及澎湖等縣。目前每年栽培面積約3萬2千公頃，總產量7萬8千餘公噸。落花生主要供食用及產製食用油與加工食品銷售。

甘藷－產區以南部之高屏及雲嘉南地區為主，北部之宜蘭、桃竹苗及中部之彰化與臺中等縣居次。目前年栽培面積約1萬公頃，總產量18萬7千多公噸。甘藷以供食用為主，部份做為澱粉及調製成加工食品銷售。

紅豆－產區以高屏兩縣為主，雲嘉南地區次之。目前年栽培面積5千多公頃，總產量8萬7千餘公噸。紅豆主要做為甜食品，如豆餡、豆沙及蜜紅豆等之加工原料，其中蜜紅豆外銷量頗為可觀。

毛豆－產區以高屏兩縣為主，嘉南兩縣居次。每年栽培面積約1萬餘公頃，總產量

7萬多公噸。毛豆可供食用及冷凍毛豆、毛豆仁或預冷外銷，其中以冷凍毛豆仁外銷爲最大宗。

小米－產地在臺東及屏東兩縣，目前每年栽培面積4百多公醒，總產量6百餘公噸。主要供國內市場銷售，小米可供食用及加工食品之原料。

薏苡－產區以彰化爲主，目前每年栽培面積2百餘公頃，總產量2百多公噸，供食用及製成加工食品銷售。

蕎麥－產地在彰化及臺中兩縣，目前每年栽培面積3百多公頃，總產量3百餘公噸。蕎麥可做爲秋冬季綠肥作物，其子實可供食用及調製成食品銷售。

胡麻－產地以臺南縣爲主，目前年栽培面積550公頃，總產量400多公頓，主要供榨胡麻油。

生產改進成果

玉米－由於育成推廣高產品種(臺農351號、臺農1號、臺南16號及臺南17號)及採用不整地栽培(東部)、雙層施肥(西部)、收穫乾燥機械化、調整輪作制度及釋放蜂片防治瞑蟲等栽培技術，使玉米平均每公頃產量由72年之3.7公噸增加爲82年的4.7公噸，十年內增加1.3倍。

高粱－由於採種技術改進，臺中5號雜交種子可全面供應，並推行集團栽培及機械化作業，致高粱公頃產量相當穩定，自73年至82年期間，均維持在4.0-4.3公噸之間。

大豆－由於優良品種(高雄8號、高雄選10號及臺南選1號)育成推廣，以及採行不整地播種、集團栽培與採收機械化作業，使大豆平均公頃產量由73年的1.7公噸增加至82年的2.4公噸，在七年內增加了1.4倍。

落花生－由於優林新品種(臺南選9號、臺農4號、臺農5號、臺南11號及臺南12號)引進及育成推廣，以及使用做畦栽培與收穫機械化，使落花生平均公頃產量由73年之1.7公噸增加至82年的2.4公噸，七年內增產約1.4倍。

甘藷－甘藷栽培面積近年雖逐年減少，但由於優良新品種(臺農64號、臺農67號、臺農69號、臺農70號及桃園1號)育成推廣及採用密植栽培，使甘藷平均公頃產量從73年的15.3公噸增加至82年的17.0公噸，七年內約增產11.1%。

紅豆－由於近年新優良品種(高雄3號、高雄5號及高雄6號)育成推廣，使紅豆品質大爲改善，因而提高外銷市場競爭力。近年又推行紅豆撒播栽培及收穫機械化，大幅降低生產成本。另外輔導農工雙方契作產銷，穩定市場供需。

毛豆－由於優良品種(高雄2號及高雄3號)育成推廣，提高毛豆品質，採收機研製成功，提升毛豆生產效率。公頃平均產量由73年的5.4公噸增加至82年的6.2公噸，七年內增產14%。

小米－育成抗倒伏、耐密植、米質優良品種臺東7號，施用矽酸爐渣改善土壤酸性，可提高小米產量20-30%。

薏苡－育成抗倒伏、耐旱、高產之品種臺中1號，採用每公頃220公斤氮素之施肥量，基肥與追肥各50%，追肥於始穗期、抽穗期及齊穗期三次施用，可增產21.7%。

蕎麥－育成適應性廣、質優及高產品種臺中1號，採用蕎麥聯合收穫機收穫，大幅提高採收效率，有效降低生產成本，比常陸秋品種增產38%。

胡麻－育成高產、榨油量高及不易倒伏等特性之臺南1號品種，比包橋種增產10%

以上。

未來調整方向

一、保價收購作物部份：

1.玉米、高粱、大豆三種作物原列爲保價收購作物，將逐年調低生產目標，降低種植期數與複作指數，至民國88年停止規畫雜糧生產目標。

2.自八十五年起調整玉米、高粱及大豆收購方式，同一農地全年同一作物收購一次，不同作物以兩次爲限，並逐漸改以直接給付方式取代，至88年起全面停止收購。

3.自85年起停止辦理稻田轉作玉米、高粱及大豆。

4.雜糧田用以開發地區性農特產，如青割玉米、食用玉米、食用大豆及甘藷等作物，或輔導種植綠肥及政府指定之生態保育等措施。

5.規畫符合GATT規範之直街給付措施。

二、非保價收購作物部份：

此部份雜糧作物將朝向加强發展鮮食及加工新產品，並以高品質、本土化及高競爭力產品爲主，茲列述如下。

1.落花生及甘藷：將以食用爲主，加工爲輔。並加强葉用甘藷品種選育及可供鮮食、抗果莢黑斑病及大粒落花生品種育成。

2.紅豆及毛豆：兼顧內外銷導向，加强高品質品種選育及省工栽培技術研發，並輔導農工雙方契作產銷。

3.小米、薏苡及蕎麥：加强質優品種選育及栽培技術改良。

結　　語

鑒於未來政府加入關貿總協(GATT/WTO)後之國內市場開放，土地利用型之保價收購雜糧作物所受衝擊最大；這些雜糧作物包括玉米、高粱及大豆等，每年栽培面積近9萬多公頃，如此爲數可觀之農田，除開發地區性農特產以逐年取代之外，宜配合水旱田輪作重新調整耕作制度，另朝向景觀維護、永續經營理念及改變農業經營體質等方向調整。非保價收購雜糧作物如落花生、紅豆、毛豆、食用玉米、小米、薏苡、蕎麥及胡麻等，除需繼續加强輔導成爲發展高品質及高競爭力之內外銷市場兼顧之產品外，未來將朝向附加價值高及休閒食品發展。

臺灣雜糧作物品種改良的趨向

萬　雄
中國文化大學農學院

臺灣雜糧作物生產的演變

臺灣的雜糧作物類很多，重要的有甘藷、玉米、花生、大豆、高粱與小麥等。除甘藷以外，其他雜糧作物都有賴保價收購政策以穩定生產。甘藷原爲僅次於稻米的重要作物，主要係做爲飼料之用，自從政府開放大量玉米進口，替代甘藷爲禽畜飼料後，生產面積由最高的 23 萬公頃逐漸下降至目前的一萬餘公頃。花生則因收穫所需勞力較多，成本增加，生產面積亦逐漸降低，由 10 萬餘公頃降至目前的 3.2 萬公頃。其他雜糧作物亦均因大量進口雜糧之價格低廉，生產面積急劇減少，如小麥僅有 1,410 公頃，大豆由5 萬餘公頃降至目的 5,400 公頃，不過高粱由 27,000 公頃至目前的 25,400公頃，變動較少，玉米因保價收購與稻田轉作政策的鼓勵，食用玉米維持不變，大約是 1.6 萬公頃左右，飼料玉米面積略有減少，由 67,000 公頃降至 1993 年的 60,800 公頃。

這一生產趨勢與演變，將因我國加人國際關稅暨貿易總協 (GATT)，進入農產國際化與貿易自由化而發生顯著的變化，其中雜糧作物生產所受的影響最大，因爲雜糧作物生產的保證價格必需改變，政府雖有因應措施，但恐仍無法彌補此一政策改變所造成的影響。因此臺灣雜糧作物如要繼續生存，第一必須改變生產目標，不能再以飼料爲主；第二必需降低生產成本，減少勞力與農用資材的投入；第三要開發高品質與多樣化的產品。要達成上述三個目標，並非十分困難，但在這些條件下，如何維持適當的生產力，才是要考慮的問題；因爲作物品種所具備的遺傳特性，不一定能適應任何需求與目標，也不能適應所有不同的環境，因此雜糧作物品種改良必需以適應這些新目標與新環境爲選育的方向。

雜糧作物生產的新環境

本省雜糧作物的生產力，除玉米高粱每公頃平均 5-6 公以噸以外，其他各種雜作大都祗有每公頃 2-3 公噸，依這一生產力而言，即使應用高投入提高生產力的策略，如沒有政府的補助，農民仍難獲利。在此情況下，農民必然改種其他有利作物以爲替代。

近年環保意識抬頭，肥料、農藥、殺草劑等的使用逐漸受到限制。政府也正在推行永續農業，鼓勵農民改變生產作物的方式，在栽培管理上減少化肥用量，多施有機肥料，應用抗病蟲品種，或採行其他非農藥的病蟲害防治方法。如前所述，由於生產雜糧

的經濟利益不高，生產面積因而減少，生產的地區以及輪作制度均隨之變更，水分與土壤營養等的管理也有若干調整。這些變更形成了作物生產的新環境，在新環境下，作物生產的管理制度固然要逐漸適應調整，作物品種的選育也應針對這些新的環境因素而有所改變。Francis 與 Chang (1994) 對永續農業環境下的品種改良，曾就育種目標、種質來源、病蟲害抗性及水分與營養的管理等有廣泛性的討論。

雜糧作物育種目標的改變

在生產雜糧作物時，過去均以高投入方式提高生產力，使用大量勞力與化學肥料，應用農用藥劑以防治病蟲害與雜草等，這種集約耕作方式使生產成本提高，政府因而以保証價格保障農民獲得微薄利潤。由於今後不能再以高投入方式提高作物生產力，同時我們要面對上述的新環境以及市場需求，開發新的產品，育種目標也應有所因應改變，茲就目前本省的幾種雜糧作物加以說明。

一、甘藷：甘藷既不再以飼料爲主要用途，而以健康食品形態供應市場，產量已非主要目標，宜特別重視與保健有關的成分含量，及特殊風味與外觀性狀等。例如最近有一種肉色深紫的品種，傳說是芋頭與甘藷的雜交種，市價每臺斤高達 40 元以上，具有高經濟價值。

二、花生：本省生產的花生多屬小粒種，具有特殊的品質與香味，可是消費者的銷費取向逐漸趨於大粒型品種。此外，花生也以食用爲主，榨油已很少爲主要利用目標。

三、玉米：玉米如用爲飼料，與國外進口玉米比較，成本過高，無法競爭，因此必需轉向以食用爲目的，選擇適宜的種類或育成新的品種，如甜玉米或供爲芻料用的玉米品種，如能發展其他特殊用途的玉米，則更有希望。

四、大豆：大豆在本省曾有大規模生產，完全是 1960 年代的政策所造成的；但以榨油與飼料兩項用途而言，省產大豆已無法立足，如能改爲以食用毛豆爲主的生產方式，注意提升品質，開發外銷管道，則仍有相當之前途。

五、高粱：與大豆、玉米有同樣的命運，將來菸酒公賣局改爲民營後，不再有政策性的收購。除非在育種上有突破性發展，如具有特別的釀酒品質與特高製酒率，使製酒單位非使用不可，才有繼續生產的可能。

六、小麥：早已失去了競爭力，目前已沒有繼續生產的動力。

雜糧作物品種選育的趨向

依據上述新的生產環境與生產目標，作物品種的選拔方向自然也要加以調整，才能獲得生產力較高的品種。在新環境中，低資材投入、較不利的水土管理及缺乏對病蟲害的保護措施等因素必然影影作物品種的生產力，因此品種遺傳上的適應力，將極爲重要。選育品種時對這些因素應如何相互配合，以獲得最大的成果，尤其對於過去育種不常重視的地下部根系的選拔，將分別加以討論。

一、減少農藥劑施用與增强品種自身對病蟲的抗力

1. 育成抗病蟲害的品種：大量施用農藥與殺草劑的結果，嚴重破壞自然生態平衡，將來減少農藥施用量以後，作物品種自身必需有適應的能力。因此選育雜糧作物品種時，對病蟲的抗力將爲重要的選拔目標。本省雜糧作物已有部份抗

病品種，如玉米抗露菌病的臺南8號及11號等，大豆耐銹病的高雄8號等。不過當育成不同使用目標的新品種時，病蟲害也隨之而變，所以在考慮不同使用目標新品種遺傳上的抗性時，亦應注意有所因應。

2. 選育發芽力强及早期生育迅速的品種：如不施用藥劑防治雜草，以高昂工資雇用人力除草已無可能，因此可經由選拔發芽力强而初期生育迅速的品種，藉以增加與雜草間的競爭優勢，這是今後育種宜加重視者。

3. 植物相剋作用 (allelopathy) 的利用：Chou (1994) 報告許多植物的汁液中含有相剋物質，如 phenolic acids, alkoloids 與 flavonoids 等，具有殺草與殺菌的作用，且對農業生態系沒有不利的影響。如能育成一種作物與雜糧作物間作，以天然方式防治雜草，將甚為理想。

二、減少施用化學肥料及選育對養分利用率高的品種

臺灣由於化肥價格低廉，同時政府鼓勵高資材投入及高產量政策，大多農民都有過量施肥的習慣。長期施用肥料的結果，不但浪費資源，使土壤性質劣化，同時也引起環境的污染。如一旦缺乏能源，化肥價洛上漲，成本增加，對作物生產將有極大的影響。因此倡導減施化肥，配合施用有機肥料，極有此一需要。當肥料種類與用量改變時，土壤中養分的釋放化及其理化性質均將改變，作物品種當然也會產生不同的反應；因此選育品種時，除應注意產量構成要素的表現，選拔具有適當的產量外，同時應考慮低投入，以及單位投入的效益，選拔時更應有氮肥不足情況反應敏感之對照品種，以供選拔時的參考。最近嘉義農試所甘藷品種試驗中發現雜交後代品系在高肥區塊根產量極低，而在低肥區反有極佳表現的現象，使們對降低肥料投入而能保持適當產量品種的選拔，增加可行的信心。

三、耕作制度的改變、育成適應新制度的栽培品種

近年來雜糧作物的耕作制度逐漸改變，例如大豆原來以高屏為主要產區，為水稻後作或間作，並利用省工栽培技術以節省勞力，但目前栽培地區已北移至嘉南一帶，部份為旱田輪作，耕作季節也由秋冬裡作改為春夏作。由於這種耕作制度明顯的改變，使品種改良也應考慮對新環境的適應性，尤其是大豆等對溫度和光週期較敏感的作物，品種與環境的交感作用更為重要。

四、耐旱品種的選拔

臺灣主要雜糧作物產區的降雨大多集中於夏季颱風季節，雖有完善的水庫蓄水備用，但如遇乾旱年份，水源仍有不足之慮；近年來由於濫墾山坡地，水土保持被嚴重破壞，時有水源枯竭情形，灌溉用水費用亦有逐年上漲的趨勢。此外，今後雜糧作物生產可能面臨更不利的處境，有漸被推擠至低等則田地生產的傾向，在土壤品質及保水、供水方面，尤其不利雜糧作物之栽培；基於以上原因，對作物品種的耐旱性必須予以重視。選育耐旱品種除應考慮遺傳上的耐旱能力外，其他因子如發芽力强、早期生育勢强及可迅速覆蓋田面等亦屬重要；育種時不僅應注意外表型的選拔，同時更應考慮開花前氮素的累積、相關酵素活性的變化、根系吸收能力等生理特性，如能加强研究品種間的變異性，將有助於選拔工作 (Bramel-

Cox et al., 1991)。

五、選育高品質及適合市場需求之品種

隨國內經濟的發展與國際市場的開放，消費者對農產品的需求趨於高品質與多樣化，顧慮價格高低者較少；因此任何供食用的雜糧作物，不僅應考慮量的供應問題，更宜提高品質，否則難以滿足消費者的需求，這與過去以產量爲主、品質爲次的育種稻向，具有極大的差別。近年來開發雜糧作物新市場時大多以健康食品爲目標，故更應考慮與健康有關的各項品質。在產品多樣化方面，則宜重視新產品之特異性，不僅吸引消費者購買，同時也可獲得較高的價格。

六、作物根系特性的選拔

作物生產環境改變以後，在育種方面除應配合新的目標之外，對於育種選拔的方法及技術，也有探討與調整的需要，例如對雜草的競爭能力，以及對養分吸收與利用率較强等特性的品種選育。因爲過去作物品種改良多注意地上部植物對溫度、日照、雨量等環境因素的反應，較少注意地下環境對植株生育的影響，所以改良作物根系很少受到育種者重視，其原因是根系得研究較爲困難，例如：

1. 根系在地下生長發育，育種者無法經常觀察其過程，且破壞性取樣調查會導致植株死亡。
2. 雖然可以利用特殊設備對根系進行研究，但並不能與田間實際生長狀況完全相同，限制了研究結果的利用性。
3. 不同作物根系的形態與功能可能有異，目前缺乏分類方面的資料。
4. 土壤與作物遺傳特性的變異與相互關係極爲複雜，取得具有一致性的研究結果較爲不易，在研判時亦較爲困難。

有關根系的研究雖然較爲困難，但仍極具重要性，茲舉數例說明針對根系的選拔有時比單純選拔地上部性狀更爲有效。臺灣的菸草原爲冬季作物，由於氣溫較低及降雨量少，品質因而較差，經研究後改變栽培時期爲春種夏收(春菸)，又因受昆蟲傳播之毒素病爲害，影響產量及品質；後來發現使用塑膠布覆蓋地面，可以顯著降低植株受害程度。以塑膠布覆蓋地面，可以提高地溫，控制雜草，有助於土壤保持水分，使根部發育較爲良好，由根部合成的尼古丁含量也相對增加(黃，1987)，所以環境不同，根系的發育因而不同，對菸草生產也產生影響；在秋菸方面也有曾有相同的報告(劉，1983)。另一例是有些蕃茄在不同的生育環境中保持相同的形態，但如改變土壤環境，部份品種的形態會產生明顯的變化。

第二個例子是水稻根群的氧化力，一般以日本型稻高於印度型稻，本省的臺中 65 號、臺南 5 號及臺農 61 號等蓬萊 (日本) 型品種根系的氧化力，極明顯的比所有測試的秈 (印度) 型水稻品種爲强 (賴等，1984)。

此外，一些甘藷品系的產量在高肥區較低，在低肥區反而較高，與一般多肥高產的情況相反，顯示塊根貯存養分及植株地上部生育對氮肥之反應有明顯差別。同樣的，雜交玉米品種間在不同的氮肥用量下，其氮素利用效率的表現有明顯的差別 (Muruli 與 Paulsen, 1981)。另一個例子是大豆，不同品種在生長過程中，根系的發育情形於各生育期並不相同，因此在研究根系時的取樣時期極爲重要。

結　　論

臺灣雜糧作物的生產面臨重大的轉捩點，爲適應新的環境與新的育種目標，今後對品種的改良，不宜再採行高投入與高產量的策略。在勞力缺乏與投入資材減少的環境中，選育品種除應使用慣行方法以提高品質及對病蟲害的抗性外，也應注重育成適應不同耕作制度與耐旱、耐雜草的品種。植株地上部性狀雖然仍是選拔標的，更宜考慮地下部根系的特性。目前與根系選拔指標與技術的相關研究不多，在進行實際育種工作時較爲困難，但如能加強此一方面的研究，應有可能開發可行的方法，提高選拔的效果。

參考文獻

1. 黃世勛、洪偉屏。1987。春菸不同覆蓋時期對菸草質量的影響。臺菸試所 75 -76 年期工作報告，第 245-247 頁。
2. 賴光隆。1984。水稻類型間根部活力特性之研究。農業試驗所特刊 16：35-44。
3. 劉振楖。1983。菸草本圃期利用黑色塑膠布覆蓋提高土壤溫度對菸葉主要內容物之影響。臺菸試所彙報 19：7-15。
4. 蔣汝國等。1991。畦面覆蓋黑底銀色塑膠布對控制雜草及春菸品質與產量的影響。臺菸試所彙報 35：11-22。
5. Bramel-Cox, P. J., T. Baker, F. Zavala-Gareia, and J. D. Eastin. 1991. Selection and testing environments for improving performance under reduced input conditions. In: Plant Breeding and Sustainable Agriculture: Considerations for Objectives and Methods (D. A. Sleper, T. C. Barker, and P. J. Bramel-Cox, eds.). CSSA Special Pub. 18, Madison, Wisconsin. pp. 29-56.
6. Chou, C. H. 1994. The role of allelopathy in sustainable agriculture: problems and solutions. In: Toward Enhanced And Sustainable Agriculture Productivity in the 2000's: Breeding Research and Biotechnology. Proc. 7th International Congr. SABRAO and WSAA, Taipei, Taiwan. pp. 837-850.
7. Francis, C. A. and T. T. Chang. 1994. Breeding crop cultivars for sustainable system. In: Toward Enhanced And Sustainable Agriculture Productivity in the 2000's: Breeding Research and Biotechnology. Proc. 7th International Congr. SABRAO and WSAA, Taipei, Taiwan. pp. 743-756.

Nitrogen Nutrition and Genotype Interactions in Maize

C. Y. Tsai
Department of Botany, National Taiwan University
Taipei, Taiwan, Republic of China

Nitrogen (N) is one of the major factors affecting both production efficiency and ground water quality. As the concern over nitrate (NO_3^-) pollution increases, ammonium (NH_4^+) nutrition will undoubtedly become more important for crop production, especially when high efficient nitrification inhibitors are being developed as N management tools. However, there is the misgiving that crops may not perform well under NH_4^+-N. This is a legitimate concern because breeding programs and selections have been conducted under predominantly NO_3^--N environments which might inadvertently eliminate the trait for NH_4^+-N utilization. As a first step towards developing varieties capable of performing under NH_4^+-N, maize is being used as a model system to evaluate the mechanism and efficiency of NH_4^+ assimilation so that a biochemical selection index can be developed for breedin gprograms.

Metabolic Efficiency of NH_4^+ and NO_3^- Nutrition

A deficiency of N is the msot frequent limitation for vegetative growth and grain yield. Thus, maize grain yield responds positively to N fertilizer (Welch, 1979). During the first eight days of development, maize seedlings relay totally on endogenous N in the endosperm to sustain optimum growth (Handa *et al.,* 1985). However, withholding exogenous N longer than 18 days may reduce the rate of subsequent vegetative growth, indicating that an adequate availability of N throughout early growth is critical for maximum nutrient efficiency and plant development (Handa *et al.,* 1985). Although both NO_3^- and NH_4^+ forms of N can be taken up by maize plants, NH_4^+ is absorbed relatively rapidly by roots and utilized more effectively than NO_3^- for protein synthesis (Schrader *et al.,* 1972); and tissue accumulate more N from NH4+ than from NO_3- (Dibb and Welch, 1976 ; Handa *et al.,* 1984; Xu *et al.,* 1992). In addition, NO_3^-absorbed after the mid-silk stage may not be utilized for grain filling (Friedrich *et al.,* 1979; Friedrich and Schrader, 1979), and certain prolific genotypes are not able to take up NO_3^- during grain development (Pan *et al.,* 1984).

Although NH_4^+ may be metabolically efficient and able to enhance sugar movement, a high concentration of NH_4^+ as the only N source could create a "carbon stress" to restrict growth and development. This occurs

because a small accumulation of NH_4^+ in maize tissues may be toxic (Anderson and Done, 1977; Magalhaes *et al.,* 1984). On the other hand NO_3- may accumulate without utilization (Schrader *et al.,* 1972; Chevalier and Schrader, 1977); therefore, the mixture of NO_3- and NH_4+ ions in plants may function as a "fuffer" for optimizing nitrogen utilization. A higher vegetative growth was obtained when maize plants were grown with mixtures of NO_3^--N and NH_4^+-N than with either NH_4^+-N or NO_3^--N alone (Schrader *et al.,* 1972; Handa *et al.,* 1984; Xlu *et al.,* 1992). However, the ability of plants to tolerate a high proportion of N in NH_4^+ form might be concentration and genotype dependent. As shown in Table 1, B73 X Mo17 seedlings preferred a greater proportion of NH_4^+ over NO_3^- when grown under a lower level of N (0.2 mmol); however, as the N level increased, seedling dry weight increased more rapidly with a higher proportion of NO_3-, presumably because of difficulties in full assimilatign high NH_4^+ concentrations. Thus, while NH_4^+ plays an important physiological role in enhancing the movement of sucrose from leaves to vegetative and kernel sinks, and increases photosynthetic activity, nitrate functions as a nitrogen reserve. This "buffering" effect could be especially important during seedling growth when maize plants have only a limited capacity to fix CO_2.

Although NH_4^+-N is the most widely used form of N fertilizer applied for crop production, it may be rapidly nitrified so that most of the soil N available for plant uptake is in the form of NO_3^-. Under this condition, plants not only encounter metabolic inefficiency of NO_3^--N, environment also suffers from a potential contamination. When plants are grown with NO_3^--N source, its reduction in plant tissues appears to be the rate regulating step for N assimilation. Although leaves are the major site of NO_3^- assimilation, some NO_3^- may also be reduced in root tissues (Lea, 1980; Oaks and Hirel, 1985). The first step in NO_3^- assimilation, the reduction of NO_3^- to NO_2^-, is catalyzed by nitrate reductase (NR). Nitrite is then subsequently reduced by nitrite reductase to NH_4^+ before incorporation into organic N. Although reductases from the leaves and roots are apparently different, both are inducible by their substrates (Aslam and Oaks, 1976). Genotypic variation of NR activity which exist (Schrader *et al.,* 1966; Hageman *et al.,* 1976) have not been positively correlated with grain yield (Deckard *et al.,* 1973; Rao *et al.,* 1977).

NH_4^+ Assimilation

The efficiency of NH_4^+ assimilation via the glutamine synthetase (GS)/glutamate synthase (GOGAT) and glutamate dehydrogenase (GDH) systems may be other key regulatory steps in enhancing N utilization and CO_2 assimilation in maize. When maize plants are grown in the presence of a nitrification inhibitor, the level of NH_4^+ may increase substantially - especially during early stages of growth. Unlike NO_3^-, NH_4^+ is relatively toxic at low concentrations in vivo (Masumoto *et al.,* 1971; Anderson and

Table 1. Effects of N form and quantity on dry weight and tissue N concentration of 30-day-old seedlings of B73 X Mo17

N rate (mmol)	N source		Dry weight			N conc.	
	NH_4^+	NO_3^-	Shoot	Root	Total	Shoot	Root
	%		g/seedling			%	
0.2	100	0	1.27	0.70	1.97	1.35	1.26
	75	25	1.33	0.70	2.03	1.42	1.24
	50	50	1.23	0.63	1.86	1.25	1.19
	25	75	1.17	0.63	1.80	1.48	1.27
	0	100	1.07	0.60	1.67	1.36	1.19
1.0	100	0	2.13	0.94	3.07	2.77	1.77
	75	25	2.81	0.91	3.72	2.62	1.63
	50	50	2.91	0.86	3.77	2.57	1.72
	25	75	2.68	0.88	3.56	2.56	1.62
	0	100	2.60	0.88	3.48	2.23	1.49
2.0	100	0	2.76	0.68	3.44	3.96	2.46
	75	25	3.43	0.86	4.29	3.51	2.36
	50	50	3.56	0.88	4.44	3.43	2.12
	25	75	3.30	0.94	4.24	3.38	2.01
	0	100	3.07	1.04	4.11	3.12	1.93
5.0	100	0	2.21	0.62	2.83	4.45	3.31
	75	25	2.86	0.86	3.72	4.38	2.94
	50	50	3.20	0.83	4.03	4.52	2.92
	25	75	3.74	0.98	4.72	4.12	2.87
	0	100	3.22	0.89	4.10	3.85	2.80
LSD(0.05)			0.23	0.23		0.36	0.34

B73 X Mo17 seedlings (3 pot^{-1}) were grown in vermiculite at 25℃ in a controlled climate room with a 16-h photoperiod at 280 μ E sec^{-1} m^{-2}. One week after planting, the seedlings were flushed every other day with 500 ml of modified Hoagland solution (Handa *et al.*, 1985) containing 1, 5, 10, or 25 mM N as $(MH_4)_2SO_4$, KNO_3, or 3:1, 1:1, and 1:3 combinations of NH_4^+-N and NO_3^--N. The pH was adjusted to 6.5 with KOH. Seedlings were harvested 30 days after planting, separated into roots and shoots, and oven-dried at 70℃ to determine dry weight.

Done, 1977) and must be assimi lated immediately in theroot by the reductive amination of an available carb oxylic acid to form an non-toxic amino acid prior to translocation (Ivanko and Ingversen, 1971). The NH_4^+ directly absorbed or available through reduction of NO_3^- is assimilated into organic N either by 1) the reductive amination of α - ketoglutaric acid by GDH to form glutamic acid or 2) by conjugation with glutamic acid to form glutamine by GS. The amide amino group of glutamine is then transferred to α - ketoglutaric acid to form glutamic acid by GOGAT (Miflin and Lea, 1977). Studies on roots using ^{15}N substrate and enzyme inhibitors (Arima and Kumazawa, 1977; Probyn and Lewis, 1979) suggest that the GS/ GOGAT system is the predominant pathway for NH_4^+ assimilation. However, based on a determination of NH_4^+ assimilation in vitro and the calculation of organic N accumulated in the shoot after seedling growth on NH_4^+-N, our studies indicate that GS/GOGAT assimilating system alone was not sufficient to account for all of the organic N transported to the shoot (Handa et al.,1985). Thus, one cannot rule out the possibility that GDH may play an important role in NH_4^+ assimiulation in the root, especially when plants are grown under high concentrations of NH_4^+.

The assimilation of NH_4^+ into organic N occupies a unique position in intermediary metabolism as the primary mechanism for coupling N and carbon (C) metabolism. The assimilation of NH_4^+ and subsequent organic N interconversions require organic acids. These carbon skeletons, which are primarily derived from sucrose made via phosphoenolpyruvate carboxylase (PEP carboxyalse) and ribulose-bisphosphate carboxylase (RuBP carboxylase) activities in photosynthesis, must be translocated to root tissues where the majority of NH_4^+ assimilation occurs (Ivanko and Ingversen, 1971; Raven and Smith, 1976). A limitation of essential carbon-substrates during periods of active NH_4^+ assim ilation may be as devastating to plant growth as a deficiency of NH4+ assimilation enzymatic machinery. Higher plants may avoid periods of carbon depletion and NH_4^+ toxicity by either maintaining a large reserve of carbohydrates, or by increasing photosynthetic capacity in response to NH_4^+ nutrition (Givan, 1979). Since maize is a photosynthetically C_4 type plant, CO_2 fixation is highly efficient; however, the accumulation of assimilates in leaf tisseus due to a low sink demand for photosynthate may cause areduction in the rate of photosynthesis (Herold, 1980). The absorption of NH_4^+ creates a physiological pressure and enhances sucrose translocation from leaves to roots to provide energy and essential carbon skeletons for its assimilation. This movement of sucrose from leaves to roots may relieve the inhibition of CO_2 fixation in leaves (Neales and Incoll, 1968). Thus, the rate of photosynthesis in rice (Watanabe and Yoshida, 1970), barley (N'atr, 1975), and wheat (Khan and Tsunoda, 1970) varies in proportion to the amount of N available. Light st imulation of NH_4^+ assimilation into glutamine further indicates a close relationship between N metabolism and photosynthesis (Magalhaes

et al., 1974). Increased photosynthetic efficiency and translocation of sucrose into the vegetative and kernel sinks should promote vegetqative growth and grain yield.

Effects of Inhibiting Nitrification

These observations clearly suggest an important role of NH_4^+ nutrition for maize grain production. Although NH_4^+-N is the most prevalent form of N fertilizer applied for maize, it may be rapidly converted to NO_3^- in the soil because of nitrification. NO_3^- is susceptible to leaching and denitrification losses; therefore, the pre-plant applied N may not be available for plant utilization during the period of grain-fill. N deficiency during grain-fill may result in the early termination of dry matter accumulation due to an extensive proteolysis of leaf proteins including RuBP carboxylase (Tsai *et al.,* 1991).

Our studies with NH_4^+-efficient maize hybrids, B73 X LH51 and GS854, supports this hypothesis and indicates that an experimental nitrification inhibitor XDE474 was very effective in maintining N in the NH_4^+ form in the soil. In the control plot (20.1 g N m^{-2} without a nitrification inhibitor), the RuBP carboxylase activity of both hybrids decreased rapidly as the enzyme was hydrolyzed after 45 days post-pollination (Table 2). This destruction of RuBP carboxylase from leaf tissues during grain-fill resulted in early termination

Table 2. RuBP carboxylase activity in the developing ear leaves of B73 X LH51 and FS854 grown at 20.1 g N m^{-2} with or without 0.05 g m^{-2} XDE474

Hybrid	XDE474	Days post-pollination				
		40	45	50	55	60
		Activity (μ mol CO_2 g^{-1} fresh weight min^{-1})				
B73 x LH51	None	0. 35±0. 04	0. 24±0. 03	0. 13±0. 01	0. 03±0. 01	0
	XDE474	0. 30±0. 04	0. 25±0. 04	0. 16±0. 01	0. 18±0. 02	0. 02±0. 01
FS854	None	0. 22±0. 02	0. 18±0. 01	0. 17±0. 01	0. 04±0. 01	0
	XDE474	0. 20±0. 02	0. 22±0. 03	0. 26±0. 03	0. 22±0. 02	0. 04±0. 01

Ear leaves of B73 X LH51 and FS854 were collected at 40, 45, 50, 55, and 60 days after pollination. Four ear leaves from each sampling stage were frozen in liquid N immediately after colloection and stored at -80℃ before enzyme extraction. RuBP carboxylase activity was determined in 200 μ l of a reaction mixture containing 100 mM Tricine buffer (pH 8.2), 25 mM $MgCl_2$, 5 mM ribulose 1,5-diphosphate, 10 mM $NaH^{14}CO_3$ (3.7 X 10^4 Bq), and 50 μ l of leaf extract (Evans and Seemann, 1984).

of dry matter accumulation and prevented a further increase in kernel weight and grain yield (Tsai *et al.,* 1991). However, RuBP carboxylase activity in ear leaves of both hybrids was maintained up to 55 days post-pollination when the applied N was stabilized with XDE474 (Table 2). This observation is consistent with the notion that NH_4^+ nutrition is not only metabolic efficient but also important for late season uptake to sustain phososynthetic activity to increase grain yield.

In addition to hydrolysis of enzymes in leaves, nuytrients in the stalk might be cannibalized to support kernel development when plants were grown under Nstress conditions. Our previous studies have suggested that stalk lodging may be, in part, induced by N deficiency in the soil which, in turn, caused a severe cannibalization of nutrients from the stalk to enhance kernel development (Huber *et al.,* 1986). To study the relationship between cannibal ization of nutrientsin the stalk and lodging severity, ear and stalk tissues were separated and airdried to determine dry weight. Results presented in Table 3 are expressed as the dry weight ratio (g/g) of stalk/ear (S/E); thus, the lower the ratio the lighter the stalk (a reflection of more severe can nibalization in nutrients). As expected, lodged plants had a lower S/E ratio than standing plants for these two hybrids studied. This observation is consistent with the hypothesis that lodgingis related to a severe cannibaliza tion of nutrients in the stalk. It is interesting to note that all lodged

Table 3. Dry weight ratio of stalk to ear at maturity of B73 X LH51 and FS854 grown a t 20.1 g N m^{-2} with or without 0.05 g m^{-2} XDE474

Hybrid	XDE474	Standing plants			Lodged plants		
		Stalk	Ear	Stalk/Ear	Stalk	Ear	Stalk/Ear [1]
		--- g $plant^{-1}$ ---		Ratio	---- g $plant^{-1}$ ---		Ratio
B73 x LH51	---	61	234	0. 26	34	175	0. 19
	0. 05	68	272	0. 25	39	195	0. 20
FS854	---	36	217	0. 17	29	204	0. 14
	0. 05	39	216	0. 18	30	214	0. 14

Four lodged and four standing plants from each of the four replicated plots (fertilized with 20.1 g N m^{-2} treated with or without XDE474) were collected. Ears and stalk tissues were separated and air dried at 40℃ before dry weight was determined.

[1] LSD(0.05) between hybrid = 0.067; LSD(0.05) between treatment (with or without XDE474) = 0.055; LSD(0.05) between plant type = 0.062.

plants were consistently smaller than standing plants, thus suggesting the importance of healthy vegetation growth for high yield and better stalk quality. Treatments with XDE 474, although did not improve the S/E value, imcreased dry mass both in the stalk and ears. From the two hybrids evaluated, the S/E ratio for the standing plants was lower with FS854 than that of the B73 X LH51. These observations of nutrient interactions and hybrid variations in affecting S/E ratios agree with the lodging severity of FS854 (unpublished data).

Biochemical Traits of NH^{4+} Assimilation

As the concern over NO_3^- contamination of ground water increases, NH_4^+ nutrition could become more important for crop production, especially when highly efficient nitrification inhibitors are being developed to optimize N management. However, in spite of the high efficiency of NH_4^+ nutrition for crop production, there is the misgiving taht most maize hybrids may not perform well under NH_4^+-N. This is a legitimate concern because breeding programs and selection have been conducted under predominantly NO_3^--N envbironments which might have inadvertently eliminated the trait for efficient NH_4^+ utilization. Therefore, as a first step towards developing maize hybrids capable of performing under NH_4^+-N, maize inbreds were evaluated for the efficiency of NH_4^+ assimilation.

A previous study has shown that 10 mM NH_4^+ provides a near optimum N condition for seedling development (Xu *et al.,* 1992). Therefore, maize inbreds were grown at 10 mM and a high concentration of 50 mM NH_4^+-N to evaluate for their sensitivities of seedling growth to NH_4^+ nutrition. Of the 41 inbred lines screened, only two inbreds grew vigorously with 50 mM NH_4^+-N (more than 70% dry weight of the 10 mM control). thirty -two inbreds grew very poorly with 50 mM NH_4^+ as the only source of N (less than 33% of the 10 mM control).

Va26, A661, H95, Hi31, Pi6875-370, ICAL210, PH9, CI66, A632, TA85-17, and Pi 77-4239, which represent different degrees of sensitivity to NH_4^+-N, were selected for further growthanalysis under mixtures of NH_4^+-N and NO_3^--N. With the exception of A661, all other 10 inbreds studied preferred a high proportion of N in the NO_3^- form (66% or 100% NO_3^--N)(Table 4). These observations are expected because of breeding programs and selection under predominantly NO_3^- environments which might have inadvertently eliminated the trait for efficient NH_4^+ utilization. The finding that certain inbreds such as A661 could tolerate high proportion of N in NH_4^+ form for growth is important for developing maize hybrids which can capitalize on the efficiency of NH_4^+-N for high yield production and thereby permit the greater use of management practices, such as inhibiting nitrification, to minimize potential NO_3^- pollution.

Because NH_4^+ assimilation involved three components: organic carbon skeletons (derived from PEP and RuBP carboxylase activities), assimilating enzymes (GDH, GS,

Table 4. The effect of N forms (30 mM) on total seedling dry matter accumulation in 11 maize inbreds

Inbred	NH_4^+ (mM)/NO_3^- (mM)			
	30/0	20/10	10/20	0/30
	------------------------	g/seedling	------------------------------	
Va26	0.76	1.07	1.23	1.21
Pi6875-370	1.46	1.75	2.15	1.70
CI66	0.99	1.42	1.79	1.75
H95	1.39	1.66	2.22	1.94
A661	1.28	2.23	2.06	1.94
PH9	0.73	0.86	1.06	1.09
A632	0.92	0.98	1.29	1.20
Hi31	0.62	1.17	1.14	1.49
Pi77-4239	0.60	1.07	1.15	1.63
TA85-17	0.39	0.65	0.83	0.81
ICAL210	0.63	0.95	1.20	1.21

Seedlings (3 pot^{-1}) were grown in sand in a greenhouse. One week after planting, seedlings were thinned so that each pot contained only one seedling of uniform size. Subsequently, each pot was flushed every day with 500 ml of modified Hoagland solution (Handa et al., 1985) containing 30 mM of N as $(NH_4)_2SO_4$, KNO_3, or their mixtures in a ratio of 2:1, or 1:2. The pH was adjusteds to 6.5 with KOH. Seedlings were harvested two weeks after watering with the modified Hoagland solution, separated into roots and shoots, and oven-dried at 70℃ to determine dry weight. The experimental design was randomized complete block arranged in a split-plot with four replications. Conc. LSD(0.05) = 0.08, LSD(0.01) = 0.11; Inbred LSD(0.05) = 0.21, LSD(0.01) = 0.28.

and GOGAT), and NH_4^+ uptkake, efforts were made to determine which components are responsible for the ability or inability of maize inbreds to utilize NH_4^+ nutrition. As shown in Table 5, the correlation coefficient between dry weight accumulation and the activity of GS (r^2= 0.09), GOGAT (r^2= 0.004), GDH (r^2=0.016), or PEP carboxylase (r^2= 0.24) among the 11 inbreds studied was very low. Likewise, there was no correlation between dry weight and NH4+ uptake (r^2= 0.05, Table 6). From these data, it is clear that no one component is entirely responsible for enhanced seedling growth with high NH_4^+ levels and that a more complex interaction between enzymes exists. In owther

words, certain inbred linesretain the ability to effectively utilize ammonium, but adapt various combinations of mechanisms to cope with NH_4^+ pressure and thereby allow seedling growth and development in the presence of NH_4^+ in high concentrations. Therefore, plant breeders should be able to exploit this variability and create hyvrids with enhanced performance under predominantly H_4^+-N conditions. A preliminary study with maize hybrid Tainan 17 and its inbred parents supports this hypothesis.

Table 5. Relationship between seedling dry weight and enzyme activity of NH_4^+ assimilation and PEP carboxylase in 11 maize inbreds

Genotype	Dry weight	GS	GOGAT	GDH	PEPcase
	g/seedling	----------------	unit/mg protein/min	------------------	
Va26	0.84	0.67	0.018	0.015	0.29
Pi6875-370	0.66	0.93	0.038	0.021	0.19
CI66	0.64	0.83	0.073	0.032	0.55
H95	0.52	1.30	0.071	0.021	0.39
A661	0.51	0.83	0.018	0.036	0.35
PH9	0.51	0.52	0.021	0.019	0.65
A632	0.43	0.97	0.049	0.034	0.22
Hi31	0.37	0.33	0.051	0.026	0.64
Pi77-4239	0.34	0.24	0.040	0.023	----
TA85-17	0.30	0.67	0.009	0.028	0.51
ICAL210	0.30	0.44	0.050	0.031	0.49

Three seedlings were grown in sand a growth chamber with a 16-h photoperiod. Two weeks after planting, each pot was water every other day with modified Hoagland solution (Handa *et al.*, 1985) containing 50 mM of N as $(NH_4)_2SO_4$. One week after water with the modified Hoagland solution, seedlings were harvested, and separated into roots and shoots. The harvested samples were divided into two lots: one lot was placed in an oven at 70℃ for dry weight determinations. Root and shoot tissues in the second lot were washed, blotted, weighed, and frozen in liquid nitrogen before determining the activity of enzymes. GDH was assayed in the aminating direction by a modified method of Wallace (1973). GOGAT was assayed using a modified method of Dougall (1974). GS activity was assayed using a modification of the method of Kanamori and Matsumoto (1972). PEP carboxylase was assayed using a modification of the method of Podestra and Andreo (1989). Unit for GS is μ moles γ -glutamyl-hydroxamate formed; unit for GOGAT, GDH, and PEPcase is μ moles NADH oxidized.

Table 6. Relationship between NH uptake activity and seedling dry weight of 11 maize inbreds

Genotype	Dry weight	Uptake
	g/seedling	μ mol/g FW/h
Va26	0. 84	2. 25
Pi6875-370	0. 66	2. 30
CI66	0. 64	1. 43
H95	0. 52	1. 45
A661	0. 51	4. 25
PH9	0. 51	2. 67
A632	0. 43	1. 26
Hi31	0. 37	2. 90
Pi77-4239	0. 34	1. 64
TA85-17	0. 30	1. 56
ICAL210	0. 30	0. 31

Seedlings were grown in sand in a growth chamber with a 16-h photoperiod. Two weeks after planting, each pot was watered every other day with modified Hoagland solution (Handa *et al.*, 1985) containing zero N. One week later, seedlings were harvested for measuring the uptake of NH_4^+ ions using the method described by Topa and Jackson (1988).

References

1. Anderson, J. and J. Done. 1977. A polarographic study of ammonia assimilation by isolated chloroplasts. Plant physiol. 60: 504-508.
2. Arima, Y. and K. Kumazawa. 1977. Evidence of ammonium assimilation via the glutamine synthase system in rice seedling roots. Plant Cell Physiol. 18:112 1-1129.
3. Aslam, M. and A. Oaks. 1976. Comparative studies on the induction and inactivation of nitrate reductase in corn roots and leaves. Plant Physiol. 57:572 -576.
4. Chevalier, P. and L. E. Schrader. 1977. Genotypic difference in nitrate abso rption and partitioning of N among plant parts in maize. Crop Sci. 17:897-9 01.
5. Deckard, E. J., R. J. Lambert, and R. H. Hageman. 1973. Nitrate reductase activity in corn leaves as related to yield of grain and grain protein. Crop Sci. 13:343-350.
6. Dibb, D. W. and L. F. Welch. 1976. Corn growth as affected by ammonium vs. nitrate absorbed from soil. Agron. J. 68:89-94.
7. Dougall, D. K. 1974. Evidence for the presence of glutamate synthase in carrot

cell cultures. Biochem. Biophys. Res. Commun. 58:639-646.

8. Evans, J. R. and J. R. Seemann. 1984. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and the relation ship to photosynthesis. Plant Physiol. 74:759-765.

9. Friedrich, J. W. and L. E. Schrader. 1979. N deprivation in maize during gra in filling. II. Remobilization of ^{15}N and ^{35}S and the relationship between N and S accumulation. Agron. J. 71:465472.

10. Friedrich, J. W., L. E. Schrader, and E. V. Nordheim. 1979. N deprivation in maize during grain filling. I. Accumulation of dry matter, nitrate-N and sulfate-S. Agron. J. 71:461-465.

11. Givan, C. V. 1979. Metabolic detoxification of ammonia in tissues of higher plants. Phytochemistry 18:375-382.

12. Handa, S., H. L. Warren, D. M. Huber, and C. Y. Tsai. 1984. Nitrogen nutriti on and seedling development of normal and opaque-2 maize genotypes. Can. J. Plant Sci. 64:885-894.

13. Handa, S., D. M. Huber, H. L. Warren, and C. Y. Tsai. 1985. Nitrogen nutrition and N-assimilation in maize seedlings. Can. J. Plant Sci. 65:87-93.

14. Herold, A. 1980. Regulation of photosynthesis by sink activity - the missing link. New Phytol. 86:131-144.

15. Huber, D. M., H. L. Warren, and C. Y. Tsai. 1986. Role of nutrition in stalk rot. Solutions 30:2730.

16. Ivanko, S. and J. Ingversen. 1971. Investigation on the assimilation of nitrogen by maize roots and the transport of some major nitrogen compounds by xylem sap. Physiol. Plant. 24:355-362.

17. Kanomori, T. and H. Matsumoto. 1972. Glutamine synthetase from rice plant roots. Arch. Biochem. Biophys. 125:404-442.

18. Khan, M. A. and S. Tsunoda. 1970. Differences in leaf photosynthesis and leaf transpiration rates among six commercial wheat varieties of West Parkistan . Japan J. Breeding 6:344-350.

19. Lea, R. B. 1980. Sources of reductant for nitrate assimilation in non-photos ynthetic tissue: A review. Plant Cell Environ. 3:65-90.

20. Mahalhaes, J. R. and G. E. Wilcox. 1984. Ammonium toxicity development in to mato plants relative to nitrogen form and light intensity. J. Plant Nutr. 7 :1477-1496.

21. Miflin, f. J. and P. J. Lea. 1977. Amino acid metabolism. Ann. Rev. Plant P hysiol. 28: 299-329.

22. N'atr, L. 1975. Influence of mineral nutrition on photosynthesis and the use of assimilates. pp. 537-555. In: Photosynthesis and Productivity in Diffe rent Environments. J. P. Cooper, ed. Cambridge University Press, Cambridge, England.

23. Neales, T. F. and L. D. Incoll. 1968. the control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of hypothes is. Bot. Rev. 34: 107-125.

24. Oaks, A. and b. Hirel. 1985. Nitrogen metabolism in roots. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 345-365.

25. Pan, W. L., E. J. Kamprath, R. H. Moll, and

W. A. Jackson. 1984. Prolificacy in corn: its effects on nitrate and ammonium uptake and utilization. Soil Sci. Soc. Am. J. 48:1101-1106.

26. Podesta, F. E. and C. S. Andreo. 1989. Maize leaf phosphoenolpyruvate carboxylase. Plant Physiol. 90:427-433.

27. Probyn, T. A. and O. M. Lewis. 1979. The route of nitrate-nitrogen assimilation in the root of *Datura stramonium* L. J. Exp. Bot. 30:299301.

28. Rao, K. P., D. W. Rains, C. O. Onalset, and R. C. Huffaker. 1977. Nitrogen nutrition and grain protein in two spring wheat genotypes differing in nitrate reductase activity. Crop Sci. 17:283-286.

29. Raven, J. A. and F. A. smith. 1976. Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants in relation to intracellular pH regulation. New Phytol. 76:415-431.

30. Schrader, L. E., D. Domska, P. E. Jung, Jr., and L. A. Peterson. 1972. Uptake and assimilation of ammonium-N and nitrate-N and their influence on the growth of corn (*Zea mays* L.). Agron. J. 64:690-695.

31. Topa, M. A. and W. A. Jackson. 1988. Influence of ambient ammonium on net potassium uptake by decapitated maize seedlings. New Phytol. 110:135-141.

32. Tsai, C. Y., D. M. Huber, H. L. Warren, and A. Lyznik. 1991. Nitrogen uptake and redistribution during maturation of maize hybrids. J. Sci. Food Agric. 57:175-187.

33. Wallace, W. 1973. The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in maize seedlings. Plant Physiol. 52:191-196.

34. Watanabe, H. and S. Yoshida. 1970. Effects of nitrogen, phosphorus, and potassium on photophosphorylation in rice in relation to the photosynthetic rate of single leaves. Soil Sci. Plant Nutr. 16:163-166.

35. Welch, L. F. 1979. Nitrogen use and behavior in crop production. pp. 31-33. In: Agric. Exp. Stn. Bull. 761., University of Illinois, Urbana, IL.

36. Xu, Q. F., C. L. Tsai, and C. Y. Tsai. 1992. Interaction of potassium with t he form and amount of nitrogen nutrition on growth and nitrogen uptake of maize. J. Plant Nutr. 15:23-33.

玉米利用不同氮態肥的反應及策略

蔡 家 寅
國立台灣大學植物學系

氮肥是影響作物生產與環境的重要因素，由於社會對於環境污染的關切，今後的作物生產將得借重於目前開發中的第二代硝化抑制劑以減輕硝態氮的污染。銨態氮雖然不致於污染環境，而且理論上它的代謝效率也高，但是一般作物都難以適應較高濃度的銨態氮。這是由於長年的育種工作都在硝態氮環境下進行，導致絕大部分品種利用銨離子之遺傳特性的遺失。爲了因應未來的銨態氮生產方式以減輕硝態氮對於環境的污染，乃以玉米爲模示探討品種間對於銨態氮的利用能力，尋求生化指標做爲今後育種善於利用銨態氮雜交品種的依據，以解決作物生產力與環境污染的衝突。

臺灣玉米品種改良之成就與展望

盧 煌 勝
臺灣省農業試驗所

摘 要

臺灣在以水稻生產爲主的耕作制度之下，玉米原爲山坡地及旱地間作的小作物，隨著農業發展方向的改變，玉米的需求量不斷增加，用途也朝向多樣化拓展。四十多年來，臺灣玉米研究人員努力收集種源，運用各種遺傳育種策略，已先後育成飼料玉米十個品種、食用玉米七個品種、以及青割玉米二個品種，其他相關的研究成果也頗爲豐碩。展望未來，降低生產成本、維護環境品質、善用日漸枯竭的水資源及開發更具競爭能力之特殊用途產品，都將是非常重要的目標。因此，育成具多種病蟲害抵抗性、低肥條件下生長良好、適合機械管理及耐旱性強之多樣玉米品種，應屬必要。

關鍵詞：玉米，品種改良。

前 言

玉米是最主要的糧食與飼料作物之一，1955 年以前，臺灣年產玉米約在一萬公噸上下，當時適可自給自足。其後，經濟結構發生變化，臺灣農業發展方向也跟著改變；由一般種植農業走向養殖農業，同時畜牧業的經營方式，也漸漸的由過去的儲蓄式、小規模之經營方式，轉變爲大規模集約化之經營。這種專業化經營畜牧業，除了飼料技術改進及品種改良外，飼料也由傳統之甘藷、米穀飼料而變成綜合飼料。玉米成份佔一般綜合飼料成分的 60-70% 左右。因此，玉米之需求激增，在國內玉米生產量不及需要量的情況下，開始自國外進口大量玉米(盧及萬，1980)。1958 年以後，臺灣玉米生產量已逐年提高，1984 年實施稻田轉作計畫，栽培面積愈加快速成長，1990 年已達六萬五千餘公頃，平均公頃產量爲 4,252 公斤，年產量高達二十八萬三千餘公噸(圖 1 及 2)。玉米增產成功，品種改良與栽培技術改進都扮演著極重要的角色(臺灣省政府主計處，1990；農林廳，1954-1994)。

臺灣早期之食用玉米以馬齒種臺南白爲主；在部分山地，原住民亦栽植紅色硬粒種、深紅馬齒種、山地紅、山地紫等天然混交種。1956 年及 1959 年農復會自美國先後引進二天然混交種夏威夷甜玉米 (Hawaiian sweet

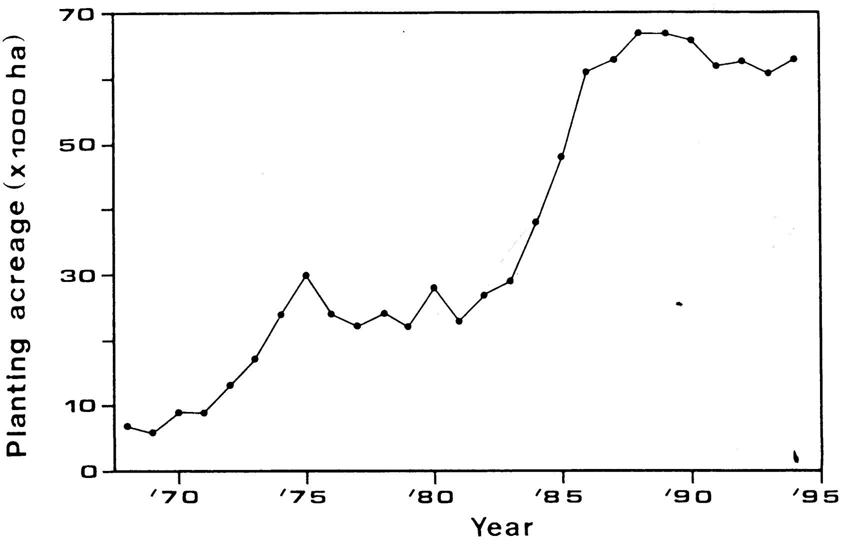

Fig. 1. Annual planting acreage of field maize.

Fig. 2. Annual average yield of field maize.

corn) 及美國甜玉米 34 號 (USDA-34) 在臺灣推廣 (鄭，1963)，食用玉米每年栽種面積維持於一、二萬公頃之間，公頃產量以鮮果穗計，約在 7,000 公斤上下 (圖 3 及 4)。臺南白植株高大，生長旺盛，籽粒大而具有特殊風味，唯經長期栽培及農民自行留種之結果，其已形成各種不同之族群，在臺灣不同地區環境下，其果穗外型及鮮穗產量已有極大變異，在講究提昇品質的現代，進一步改良乃屬必要 (黃等，1989；黃等，1990b；黃，1993a, 1991b；楊及黃，1991)。另外，目前已發現之胚乳突變基因 (endosperm mutant) 約有十餘種，而國內學術研究機關已將 su (sugary)、wx (waxy)、o_2(opaque-2)、fl_2 (floury-2)、sh_2 (shrunken-2) 及 bt (brittle) 應用於玉米品種改良之中 (萬等，1968；萬等，1978, 1981；謝等，1986；蔡，1993；陳與劉，1984a；劉與陳，1985b；Huang，1987；劉等，1990)。

臺灣乳牛業者利用玉米植株取代部分牧草餵養牛隻已行之多年，此乃因牧草生產受氣候所限，夏季充裕而冬季不足，另一方面也因爲玉米所含營養成分較高，乳牛食之所產牛奶質佳量高，故玉米受酪農歡迎乃成必然趨勢。近年來，頗多農家種植臺南白、臺農 1 號及 XL678 等作爲青割玉米，臺南白及臺農 1 號之鮮草產量尙不夠理想，而自國外進口之 XL678 產量不錯，唯種子受制於人，供應上較不方便。因此，青割玉米品種之選育已爲刻不容緩的工作項目。

本文將針對過去臺灣玉米之品種改良及與遺傳育種相關之研究成果作一介紹；並對大環境改變後，未來研究方向之調整提出一些看法，希望對有志於玉米育種工作者有一些幫助。

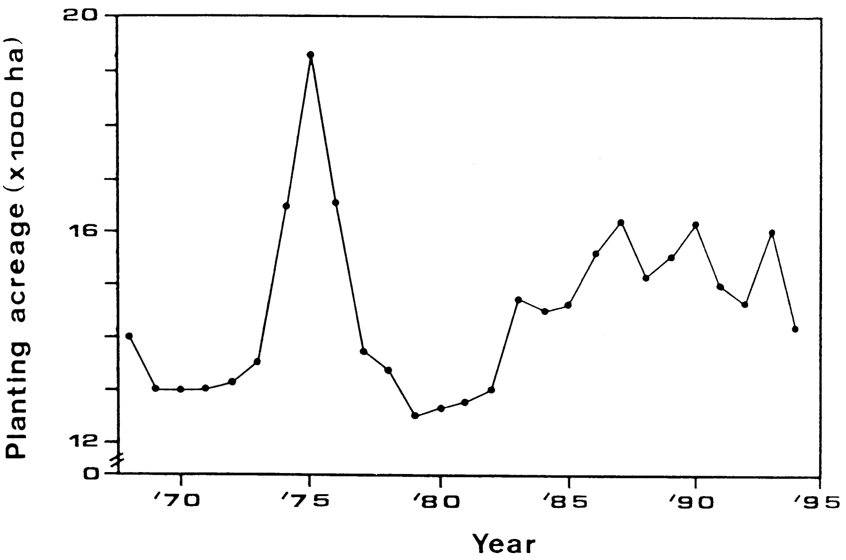

Fig. 3. Annual planting acreage of green maize.

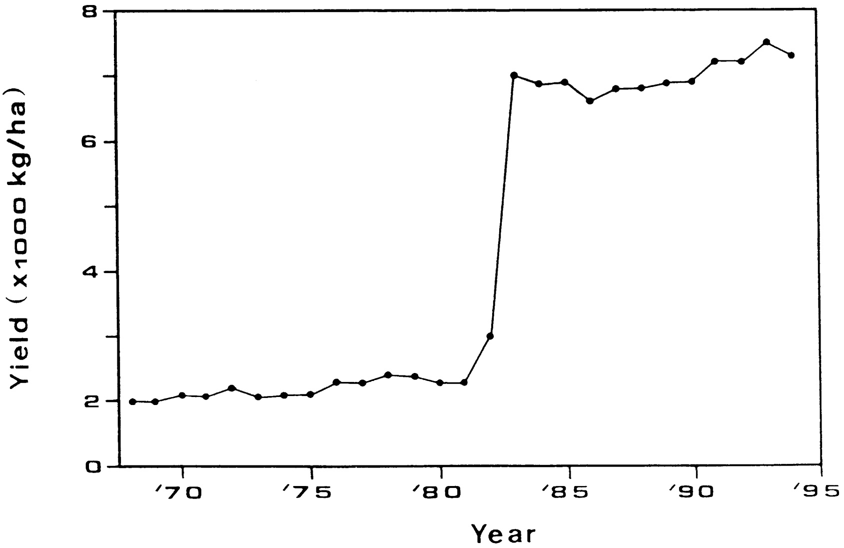

Fig. 4. Annual average yield of green maize.

品種改良成果

臺灣玉米品種改良成果，將分成飼料玉米、用食用玉米、青割玉米及其他相關研究四個部分介紹：

一、飼料玉米

玉米原爲臺灣坡地及旱地間作的小作物，早期栽培作爲飼料的玉米，如臺南白 (15% 飼料用，85% 食用)、白色硬粒種 (50% 飼料用，50% 食用)、橘黃硬粒種 (95% 飼料用，5% 食用)、淡紅馬齒種等均爲天然混交種 (鄭，1963)。臺南場於 1953 年展開玉米育種工作，隨後成立玉米研究中心爲專責單位 (分場)，農試所亦於 1970 年秋開始玉米試驗研究工作。隨著不同耕作方式的轉變，研究人員之育種策略亦跟著作階段性的調整，如早熟性、病蟲害抵抗性、高產量、抗倒伏等等，兩個機關先後共育成了十個飼料玉米品種 (表 1)。

就雜交種類別來分，其中三個爲單交種 (臺農 351 號、臺南 17 號及臺農 1 號)，六個爲雙交種 (臺南 5、8、9、11、12 及 16 號)，一個爲綜合品種。以粒型分之，屬於馬齒種的有二個 (臺南 5 及 10 號)，屬硬粒種的有三個 (臺南 8、11 及 12 號)，其餘均爲半馬齒種或半硬粒種。籽粒顏色，臺南 9 號爲白色，臺南 16 號爲黃色略帶紫色，餘爲黃色。

臺南 5 號是本省第一個雙雜交玉米品種，親本 OH43、OH45、D 及 C，產量比本地種增加 78% ，生育日數亦較本地種早 15-20 日 (張及謝，1962)。臺南 8 號爲本省第一個抗露菌病玉米品種，親本爲 PH9DMR、DMR 3、PH7 及 PH9，屬早熟種 (張，1968b)。臺

Table 1. Field maize varieties released in Taiwan (1958-1987).

Variety	Hybrid type	Kernel Type	Kernel Color	Year of release	Referance
Tainan No.5	Double cross	Dent	Yellow	1958	35
Tainan No.8	Double cross	Flint	Yellow	1968	31
tainan No.9	Double cross	Semi	White	1969	37
Tainan sel.No.10	Composite	Dent	Yellow	1969	38
Tainan No.11	Double cross	Flint	Yellow	1971	39
Tainan No.12	Double cross	Flint	Yellow	1971	39
Tainan No.16	Double cross	Semi	Yellow and Purple	1984	8
Tainung No.351	Single cross	Semi	Yellow	1984	67
Tainan No.17	Single cross	Semi	Yellow	1987	48
Tainung No.1	Single cross	Semi	Yellow	1987	3

南 9 號親本爲 PF141、A206、PF139及EG 203，對露菌病具有抗性，極早熟，適合各種輪作制度(張及吳，1970a)。臺南選 10 號引自墨西哥，原品種名稱爲 Composite Caribe Amarillo，經多次混合選種而育成，適合管理粗放及乾旱地區栽培，農民可自行留種(張及吳，1970 b)。臺南 11 號親本爲 2027-3-5、LY22-4、Ph9DMR 及 Ame III，爲專爲抗露菌病而育成，產量略高於臺南 5 號(張及吳，1972)。臺南 12 號親本爲 Ph 9DMR、LY22-4、Ame III 及 20 15-7，抗露菌病，產量與臺南 11 號相近(張及吳，1972)。臺南 16 號親本爲 Ame III 及29-5-3、UPCA-1-2-1、P10-2-3 及 P10-7-2，中晚熟品種具高產潛力，唯對黑穗病之抗性稍弱(杜等，1985)。臺農 351 號爲本省第一個單雜交種飼料玉米品種，親本爲 TA80-2598 及 TA 80-1410，葉片繁茂，莖稈粗壯，根系發達，果穗長但穗莖較粗，具雙穗型(曾等，1986)。臺南 17 號親本爲 Antigua-2-44-1 及 P-3184-1-3-1，豐產，抗莖腐病、毒素病、輪生期螟害，抗倒伏、倒折及耐濕(曾等，1991)。臺農 1 號親本爲 TA2808-176 及TA 3651-377，具高產潛力，抗倒伏，籽粒不易破碎，頗能適應機械栽培管理作業(呂等，1989a)。

二、食用玉米

玉米的利用，遍及世界各地，其消費型式，也因地而異。臺灣生產的玉米，多數作爲飼料用，少數作爲食用，而食用的方式多在果穗尚未成熟前即予收穫(稱爲 "green maize")，作爲煮食、烤食及蔬菜用。食用玉米的育種條件，除了必須符合飼料玉米的條件之外，還必須符合某些特定要求，如柔嫩、甜度、對病蟲害及不良環境等抵抗性等，都是重要的育種目標。

臺灣早期所栽植之食用玉米，如臺南白、白硬粒種、橘黃硬粒種、紅色硬粒種、深紅馬齒種、山地紅、山地紫、夏威夷甜玉米及美國甜玉米等均爲天然交混交種(鄭，1963)。目前國內育成之食用玉米品種計有七個，

就雜交種類別觀之，其中五個爲單交種(臺南13、14、18號，蜜玉及華珍)，兩個爲三系雜交種(臺南15號及美珍)。臺南13號及14號屬於普通甜玉米(sugary)，美珍爲糯玉米(waxy)，其餘均爲超甜玉米(shrunken-2)。就果皮顏色而言，僅有蜜玉及美珍爲白色，其餘概爲黃色(表2)。

臺南13號親本爲USDA34-5及PYS-4，果穗大而長，產量高，果皮稍厚，不耐寒，主要供製罐用(張及吳，1976)。臺南14號親本29-4-1-3及82-5-3-1，早熟，多穗，除作鮮食外，作玉米筍栽培亦多(張及吳，1978)。臺南15號親本爲442 sh_2、H.S.8及Comp.2J-4，適應性強，栽培容易，含糖量高達12%，且耐貯藏(張及吳，1980)。臺南18號親本爲Sig-2-1-1及Honey 388-12-1-2，早熟，高產，適合夏作栽培，唯穗型及籽粒色澤稍欠整齊(曾等，1992)。蜜玉、美珍及華珍均爲農友種苗公司所育成，蜜玉呈玉白色，晶瑩剔透，色澤亮麗，籽粒大，果心小，果皮薄嫩，耐高溫，且較抗銹病、葉斑病及玉米螟(張，1986)。美珍屬熱帶型，抗病性強，適應性亦強，可以周年栽培，植株強健，不倒伏(張，1987)。華珍耐熱，耐濕，果皮薄，不倒伏，唯粒色稍淺(淡黃)，株高略高(張，1992)。

Table 2. Green maize varieties released in Taiwan (1973-1991).

Variety	Hybrid type	Mutant	Color	Year of release	Reference
Tainan No.13	Single cross	su	Yellow	1973	40
Tainan No.14	Single cross	su	Yellow	1978	41
Tainan No.15	Three-way cross	sh_2	Yellow	1980	42
Tainan No.18	Single cross	sh_2	Yellow	1990	49
Mi-Yu	Single cross	sh_2	White	1986	32
Mei-Jin	Three-way cross	wx	White	1987	33
Hua-Jin	Single cross	sh_2	Yellow	1992	34

三、青割玉米

臺灣乳牛飼養向以狼尾草及盤固拉草等爲最重要的芻料來源，夏季裡這類熱帶型牧草生長旺盛，芻料供應不虞匱乏；入冬後天氣轉涼，牧草生長遲緩，芻料供應或感不足，在這種情況之下，牛隻往往被迫改換其他芻料，間或有牛適應不良及泌乳量銳減之現象發生。臺南場早在1969年即開始留意青割玉米種源的收集，並應當地酪農的要求，先後提供許多品系供試(如47號等)；農試所也於1986年正式提出青割玉米育種計畫。經過多年的努力，臺南場及農試所分別於1993及1994年各有一個單雜交青割玉米品種通過審查，命名爲臺南19號及臺農2號，其籽粒型態及果皮顏色資料，列如表3。

Table 3. Forage maize varieties released in Taiwan (1993-1994).

Variety	Hybrid type	Kernel Type	Kernel Color	Year of release	Referance
Tainan No.19	Single cross	Semi	Yellow and white	1993	50
Tainung No.2	Single cross	Semi	Yellow	1994	98

臺南 19 號之母本 Tzi 3 係從美國 Dekalb 種子公司引進之自交系，父本 P7910- 376 爲自美國 Pioneer 種子公司引進雜交種後經分離及抗病蟲檢定而育成之自交系，臺南 19 號較臺農 1 號晚熟些，而其優點共有五項：1.植株性狀整齊，適應性廣，抗倒伏，產量高；2.玉米重要病蟲害，包括莖腐病、矮化型毒素病 (MDMV-B)、銹病 (包括南方型及普通型銹病) 及螟蟲之抗性均比臺農 351 號、臺農 1 號及進口種 XL678 優異；3. 對露菌病具强抗性，種子不需拌藥劑處理，將可減少拌種費用；4.具有抗螟性，可減少幼苗期螟蟲危害適合稻田轉作及裡作栽培；5.將來推廣酪農栽培，生育期間或可減少藥劑用量，確保青割玉米芻料之食用安全 (曾等，1993)。臺農 2 號之母本及父本自交系分別爲 SW558 及 TA3651 -377，母本係由泰國 Kasetsart 大學引進之抗露菌病種源 Suwan -1 DMR 經自交分離育成，父本 TA3651-377 係由美國夏威夷大學引進之自交系 Hi 31 經純化選出者，綜合兩年區域試驗臺農 2 號青割鮮草產量較對照種臺南白高 25.7 % ，較臺農 351 號增加 14% ，較臺農1 號高 1.6% 。莖稈粗壯，株型高大，穗位與臺農 351 號及臺農 1 號高度相近，抗倒伏性强，果穗爲 1-2 穗，自糊熟期至生理期成熟期皆可收割，屬中晚熟品種，適合本省耕作制度，對普通型銹病及露菌病具有高度抗性，抗煤紋病爲中抗，但不抗矮化嵌紋毒素病 (謝等，1994)。

四、其他相關研究

1.族群與自交系改良

黃等 (1990b) 及張等 (1994) 分別針對經農民長期自行留種之臺灣 7 個不同地區之臺南白玉米族群進行調查，發現各族群間之農藝性狀及 zein 含量與 zein 族分子確實已有了顯著差異。臺南白玉米族群公頃產量對混合選拔的反應很小或甚至沒有，而以產量爲選拔目標經混合選拔各族群的植株及果穗性狀亦沒有任何明顯的改變 (楊及黃，1991a, 1991b)。混合選拔對臺南白玉米之實際充實期、有效充實期及充實速率之改變亦不明顯，實際充實期則對臺南白玉米的鮮果穗產量影響最大 (楊及黃，1991b)。自普通型及南方型銹病抗病族群及 CIMMYT 引進之 ETO Illinois 族群中分別逢機 580 個 S_1 系統及 219 個同親兄妹後裔 (full-sib progenies)，盧等 (1990, 1992)對此二族群之變異性及利用潛力已獲得初步的瞭解。利用相對顯隱性基因數目及親疏關係值的估算，在許多引進之自交系及族群中，已確定族群 Mezcla Amarilla 及 TropicalEarly Yellow Dent

可作爲改良自交系 TA2808- 176 (臺農 1 號母本) 之來源，而 RBS10 C 可作爲改良自交系 TA 3651- 377 (臺農 1 號父本) 之來源 (盧，1988；盧等，1993)。

2.基因型與環境之交感效應

不同年度及播種期均顯著影響臺南白玉米之開花期及吐絲期所需的天數、生長累積溫度及玉米熱單位 (黃等，1990a)。高雄地區種植的臺南白玉米植株性狀及果穗性狀的表現均高於臺北地區，而春秋二期作，以春作表現較佳 (楊等，1991b)。陳及陳 (1984) 以 3 個世代與 9 個轉座系統所構成的 27 個純質族群探討基因型與栽培環境的關係，結果發現世代間的不同是影響各族群性狀變異的主要因素，而系統的不同與世代×系統的交感效應影響甚微。4 個單交種在臺中及臺北兩地進行 12 個月週年栽培，證實日夜溫差是影響 4 個單交種總乾物重表現的最重要因子 (陳等，1985)。異質性族群之品種 (如臺南白及臺南 16 號) 之變異性大於均質性品種 (如臺農 351 號)，就穩定而言，臺南白生育日數並不穩定，而株高及穗重則屬穩定；臺農 351 號之種實性狀則不穩定 (陳及連，1989)。在不同粒型組合中，各性狀的 GCA 及 SCA 效應，隨期作環境的變異而有不同的強度 (謝及曾，1993a, 1993b)。黃等 (1991) 以 4 個自交系及其所形成之 12 個 F_1 組合之試驗中，發現氮肥施用量間，11 個農藝性狀雜種優勢的表現沒有一致的趨勢，而於不同栽植密度間大多數性狀的雜種優勢之表現隨栽植密度之下降而下降。呂及曾 (1993)、呂等 (1995) 分別以玉米綜合品種及單交種研究穩定性分析方法，得知非介量穩定性分析法在農業上具應用價值，唯對地區及年度均爲不可重複。

3.生物技術之應用

以 U-67 甜玉米成熟胚癒合組織所誘導的 200 株幼苗，經移植溫室繼續培植並套袋自交，發現後裔中頗多體細胞突變體 (somaclones)，植株變異有矮化、皺葉、捲葉、缺雄穗或雌穗、白苗、雌雄同穗及雄不稔等現象 (廖及蔡，1991a, 1991b)。谷 (1990) 亦曾進行玉米花藥培養及其單倍體育種之研究。利用組織培養技術篩選耐鹽性玉米，結果在 9 個參試品系中，發現 84F-14(A)、86SI-6 及 E-26 之幼胚可生長於 0.9% NaCl 水耕液中10 天，屬高耐鹽性(楊，1989)。馬 (1991) 用 156 個 DNA 探針，以南氏印 (Southern b lotting) 方法，觀察一個玉米自交系及其二個含抗病基因的回交六代後選得的回交品系，發現此二回交品系僅有原先品系的 87-89% 的基因組，而非理論值的 99.2% ，此點發現也同時印證許多育種家的多年經驗，即以回交法引入抗病基因到一優良品系後，雖能增加抗某一病害的能力，但其他不良性狀亦隨之而來，且很難在育種過程中除去。

4.特殊基因的研究

萬等 (1968) 自美國伊利諾大學引進 opaque-2 高離胺酸玉米 (暗玉米)，利用回交法將之導入普通型玉米自交系，研究 opaque-2 蛋白質含量之遺傳，發現 F_1 爲中間型，但有高蛋白爲顯性的傾向，此可能係由於基因常使玉米籽粒的胚增大而增加玉米蛋白質含量所造成 (萬等，1978)。普通玉米花粉對 opaque-2 玉米蛋白質及離胺酸含量頗有影響，花粉直感效應使 opaque-2 玉米之此二種成分減低至和普通型玉米相近 (萬等，

1981)。opaque-2 雙雜交種玉米之穩定性和普通玉米類似，唯產量較低(約爲普通玉米之 80-85%)，因此，在臺灣無推廣價值(呂等，1983)。涂 (1985) 對鑲嵌型 opaque-2 玉米胚乳進行遺傳研究，結果發現鑲嵌基因無顯性作用，鑲嵌系統具有劑量或母本作用，或與 opaque-2 基因產生特殊交感作用；同型結合的 opaque-2 基因對鑲嵌基因只能在 +/+ 或 +/opaque-2 基因型中表現其作用。謝等 (1985) 自美國引進有關 ae (amylose extender)、su_2 (sugary 2)、wx (waxy) 等基因其共 12 個品系進行分析研究。對於移位因子之遺傳變異與對玉米改良的關係，黃 (1990) 已有一番心得。bt_2 和 sh_2 兩個基因中之任何一個發生突變，除了直接影響胚乳內澱粉的合成外，也減低 zein 的製造，主因是突變體堆積高濃度的糖分而降低 osmotic potential，由此進一步抑制氨基酸經胚乳的運送，胚乳中由於氨基酸含量的減少而抑制 zein 的合成(蔡，1993)。wx 基因在形成配子體及授精時競爭力較弱，子實含水量較少，百粒重較輕，唯此種差異與親本之遺傳背景有關(陳與劉，1984a；劉與陳，1985b)。Huang (1987) 以花粉分析方法估算 wx 基因座之基因內重組頻率，探討外來種源 (exotic germplasm) 之利用潛力；同時亦發現配子體競爭能力受親本之遺傳背景影響頗距。wx 基因造成開花延遲，sh_2 不僅延遲開花，同時使株高、籽粒行數、子實重、百粒重降低；兩基因的交感效應極爲顯著(劉等，1990)。

5.抗病蟲害及抗其他逆境之種源的篩選

臺灣早期之玉米發展史，也包括了一段相當長的玉米與露菌病之戰鬥史，露菌病曾造成玉米極嚴重的危害，減產幅度高達 30-60% 之間。因此，在 Ridomil 未被用來拌種以防治露菌病以前，過去所有欲命名推廣之玉米品種，必須具有抗露菌病之特性(張，1968a；張及林，1968)。隨後，嵌紋病(曾，1984；鄧，1985；鄧及楊，1988；鄧等，1989)、銹病(葉，1984, 1986, 1992；盧等，1990)、煤紋病(葉及蔡，1987, 1988)、葉枯病(吳及王，1987；謝及盧，1993)、莖腐病(蔡等，1991)及黃麴菌(萬等，1993)之抗性檢定與篩選方法之研究，都受到了重視，不等抗病程度的品系也相繼被發掘出來。郭等(1991) 對亞洲玉米螟之抗蟲性檢定研究中，發現熱帶及溫帶型自交系間對玉米螟之平均抗性無顯著差異，玉米植株開花期與輪生期受到亞洲玉米螟之爲害程度並無顯著相關；某些材料之抗螟等級會因栽培環境改變而發生不穩定(郭等，1990)。配合育種工作，抗螟品系的篩選工作正持續進行著，抗蟲品系亦每年均有所獲 (Chen and Lu, 1992, 1993, 1994)。玉米耐寒性之遺傳研究，陳等 (1984) 發現氣孔開度不足以作爲成株耐寒性的指標，而幼苗與成株對於低溫的反應機制並不相同。F_1 植株初期的耐寒力表現介於二親之間，但到幼株期，則因雜種優勢的表現，耐寒力反而較二親本高(陳及滕，1985)。低溫發芽、發芽係數、幼苗葉片數及莖葉乾重均可作爲選種指標，耐寒性具雜種優勢現象，但由於母本效應影響，正反交組合表現不一致，故育種上宜審慎選擇親本及雜交組合方式(何等，1992a, 1992b)。耐鹽性品系不論其地上部或根系之 acid phosphatase 活性隨鹽分之處理而有增加之

趨勢 (潘，1984)；幼胚在 0.9% 氯化鈉水耕液中存活較久之耐鹽品系也曾被發現 (楊，1989)。Wu et al. (1995) 比較 41 個自交系對氨態肥的反應，證實某些品系對高濃度氨態氮肥的忍受能力遠大於其他參試品系。

6.性狀相關與遺傳分析

洪等 (1983) 使用 10 個自交系及其 8 個 F_1 雜種研究性狀間之相關，結果推測若能選育在吐絲期具有高葉面積指數之自交系爲親本，進行雜交，則其雜種F可望得到高產。運用全互交分析法，或因試驗材料與環境的不同，對性狀間的相關及遺傳方式總有不一致的解釋。呂等 (1989b) 之研究中發現，吐絲期、成熟期、籽粒行數爲不完全顯性，另外，成熟期、葉片數、植株乾物重、籽粒行數、籽粒深度及百粒重之狹義遺傳平均高於 70% 。林及陳 (1986) 之研究中，則認爲除了株高爲部分顯性外，其餘性狀均屬超顯性。莊等 (1986) 發現粒重及 zein 蛋白質含量有極顯著正相關，而籽粒產量與粒重及 zein 蛋白質含量呈顯著正相關，粒重及 zein 蛋白質含量又分別與其本身之直線生長速率呈極顯著及顯著正相關。多數研究報告中均指出異粒型組合 (硬粒種×馬齒種) 較同粒型組合 (硬粒種×硬粒種或馬齒種×馬齒種) 有較高的雜種優勢表現 (呂，1983；莊等，1986；謝及曾，1993a, 1993b)，同時强調自交系產量與其 GCA，最高 SCA 及最低 SCA 間無顯著相關存在，顯示組合力之强弱不能以自交系之產量作爲育種選拔之指標 (林及陳，1986)；而育種過程中，何者爲母本，何者爲父本，須視所欲改良的性狀而定，必須慎重，不可倒置 (林及陳，1986；謝等，1991)。陳及劉 (1984b) 利用回交法建立全套轉座染色體同源系，提供國內外玉米遺傳育種學家進行玉米數量性狀之研究和改良。應用玉米染色體轉座材料，劉及陳 (1978) 釐定出抗赤修病基因之座落位置。玉米存活植株基因型之分離率、花粉稔實率及結實率顯著受到轉座效應的影響，且影響存活植株基因型之分離率、花粉稔實率及結實率所屬的轉座系統不同 (陳等，1987)。轉座效率應對於植株性狀影響較不明顯，但對於果穗性狀的影響則極爲顯著 (陳及林，1986)。轉座效應對於F_1 出土率無明顯影響，可推論造成植株傳遞率 (存活率) 之差異主要在於接合子形成及胚發育過程 (陳等，1987)。又估算不同親本間六環體F_1 族群幼苗生長勢並無差異之現象，顯示在 F_1 世代不同之染色體轉座對幼苗之生長具有相當之影響 (劉及陳，1984)。不同轉座染色體組合對玉米結實率有不同程度的影響，轉座同接合(II)系統之平均結實率爲 79.9% ，四環體爲 42.0-50.0% ，六環體爲 21.4-25% (黃及陳，1980；劉及陳，1985a, 1986)。

7.採種技術的探討

張及劉 (1986, 1987) 分別以自交系及單交種爲材料，比較不同授粉時間與方式對結實率與每穗子實數的影響，發現吐絲後第二天下午剪去花絲及重複授粉次數多者之效果最好。陳 (1985) 爲改進採種技術，提升種子品質及降低採種成本，曾就採種圃之設置、採種田栽培技術、種子之調製及貯藏、種子生產成本、雜交玉米採種數量與種子推廣的關係進行分析研究。莊等 (1993) 研究玉米種子純度鑑定之電泳圖譜，發現玉米種

子儲藏蛋白醇溶蛋白在等電點洋菜膠電泳系統之分析圖譜中，臺農351號之父本親表現全爲一個型，母本親則有三個型；臺南17號之父本親有兩個型，母本親爲一個型；臺農1號之父本親及母本親各表現爲一個型；可作爲三單交種種子生產過程中親本之種子純度鑑定圖譜。雜交一代種子中自交系之母本種子則可利用適當之同功酶圖譜檢出；臺南17號檢試異檸檬去氫酶 (ICD, isocitric dehydrogenase) 圖譜，臺農1號檢試酯酶 (EST, esterase) 圖譜，臺農351號檢試過氧化氫酶 (CAT, catalase) 圖譜，以檢出各自交之母本種子。因此，當運用電泳法於此三個單交玉米種子生產系統之混雜或純度檢定時，宜聯合胚乳部醇溶蛋白之電泳分析和苗期芽鞘 (coleoptilar) 中適當之同功酶電泳分析，兩方面同時進行檢定。

未來展望

臺灣玉米品種改良與栽培技術改進成功，以及在政府實施保價收購辦法鼓勵之下，農民收入穩定，種植玉米的意願大爲提高，栽培面積逐年增加。然而，就臺灣飼料玉米之生產成本結構觀之，臺灣玉米每公斤之生產成本爲12.0元，此約爲美國之3.5倍之多。生產成本中，人工費、機工費及肥料費約各佔39.5、20.0及14.1% (吳，1991)。臺灣玉米生產成本偏高的諸多原因中，以農場經營規模太小、機械成本太高、作物輪作方式不完善以及農藥肥料使用不當等最爲主要。

爲降低玉米生產成本，政府已朝下列幾個方面去努力：(1)擴大農場經營規模，鼓勵集團栽培或委託代營，提高機械效率，減少單位面積工作時數，節省人工費及機械使用費之支出；(2) 調整輪作制度，有效利用土地資源，使玉米能夠適地適時栽培，發揮最大潛力；(3) 推行不整地栽培，在通氣良好之田地進行，將可達到省工的效果；(4) 加強選育適應機械化栽培管理之高產質優玉米品種，希望在單位產量或單位營養價值的基礎上，使生產成本相對的降低。經過三年的努力，目前飼料玉米的生產成本已降至9-10元左右，不過，這和進口玉米之低價位，尙有一段距離。

將來加入關貿總協 (GATT) 之後，受到貿易國際化與自由化的衝擊，政府已難運用保護政策促使國內農業繼續發展。在沒有保證價格收購的情形下，如果玉米生產成本仍高，國際競爭能力必弱，農民無利可圖，飼料玉米將乏人問津，如何調整研究方向，選育特殊營養成份及配合其他產業用途之品種，並能兼顧降低生產成本，維護環境品質，善用日漸枯竭的水源，都是不可忽視的問題。

因此，除了加緊開發特殊用途之多樣化品種 (如糯玉米、超甜玉米、彩色玉米、爆米花玉米) 外，一般玉米育種目標亦宜作適時的調整，其中最主要的將有下列數項：

(1)成熟時籽粒水分乾燥速率宜快，以降人工乾燥成本。

(2)具有更强的抗病性及抗蟲性減少農藥使用。

(3)具有高產潛力如耐密植及高氮肥利用率。

(4)具有硬胚乳及堅實果皮，以減少機械採收時之破碎及倉貯蟲害。

(5)有效利用氨態氮的能力，以減少地下水NO_3^-及NO_2^-之污染。

(6)具有耐旱性以減少水資源之成本。

(7)具有耐寒性以提早播種或於裡作栽培而

生育快速。

結　論

臺灣早期種植之玉米，不管作爲牲畜飼料或人類食用，均爲天然混交種。此種天然混交種，由於遺傳背景較雜，對特殊環境具有一定的適應性，然而產量不高及不穩定乃是其缺點。爲因應農業變遷的需要，玉米研究人員歷經四十多年的勤奮工作，終於育成10個飼料玉米品種、7個食用玉米品種及2個青割玉米品種。這些品種或早熟，或抗病，或高產，或高營養成分，或高甜度，或具糯性，或風味特殊，或特別適合作爲青飼或青貯之用，每一品種均各有特色，且能配合每一階段之任務導向。其他相關的研究，如族群與自交系改良、基因型與環境交感作用、生物技術之應用、特殊基因的研究、抗病蟲及抗其他逆境之種源的篩選、性狀相關與遺傳分析、採種技術的探討等均有相當成效。在急遽變化的經濟結構中，玉米研究工作宜重新考量降低生產成本、維護環境品質、善用日漸枯竭的水資源及開發更有競爭能力之特殊產品等問題。因此，育種目標亦應朝選育具多種病蟲害抵抗性、低肥條件下生長良好、適合機械管理及耐旱性強之多樣化玉米新品種去努力。

參考文獻

1. 臺灣省政府主計處。1990。臺灣省農產品生產量質。臺灣省統計年報 50：174。
2. 呂宗佳。1983。玉米測交與全互交分析。中華農業研究 32：312-324。
3. 呂宗佳、盧煌勝、劉孔生、謝光照、何千里。1989a。單雜交玉米臺農一號之育成。中華農業研究 38：1-18。
4. 呂宗佳、鄔宏潘、盧煌勝、劉孔生、何千里、謝光照。1989b。玉米植株及子粒生長性狀之遺傳研究。玉米之生理遺傳與育種 中央研究院植物研究所專刊 7：29-45。
5. 呂宗佳、盧煌勝、萬雄。1983。雙交種暗玉米產量穩定性之研究。中華農業研究 32：219-227。
6. 呂秀英、曾清田。1993。非介量穩定性分析法之研究。II.農業觀念之穩定性選拔。中華農學會報 164：1-16。
7. 呂秀英、謝光照、何千里。1995。非介量穩定性分析法之重複性。中華農學會報 170：(排印中)。
8. 杜金池、曾清田、曾建銘、王清德。1985。雙雜交玉米臺南16號之育成。臺南區農業改良場研究彙報 19：1-12。
9. 谷明光。1990。玉米花藥培養及其單倍體育種。植物體細胞遺傳與作物改良：102-134。
10. 何千里、呂宗佳、李成章。1992a。玉米在低溫下發芽之遺傳研究。宜蘭農工學報 4：83-102。
11. 何千里、呂宗佳、李成章。1992b。玉米幼苗在低溫下生長之遺傳研究。宜蘭農工學報 4：103-122。
12. 林順福、陳成。1986。玉米主要農藝性狀組合力之研究。中華農學會報 136：6-14。
13. 吳文希、王伯徹。1987。玉米葉枯病原小種,交配型與病原性及栽培品種抗病性的測定。植物保護學會會刊 29：13-24。
14. 吳則雄。1991。1990年期雜糧作物生產成本分析。雜糧與畜產 210：2-7。
15. 洪梅珠、曾富生、涂勳。1984。玉米產量形成過程中自交系與其雜種F間之相關。

農林學報 32：65-72。
16.涂勳。1985。玉米鑲嵌胚乳遺傳及其對蛋白質品質影響之研究。農藝彙報 7/8：1-16。
17.郭能成、陳成、曾清田。1990。玉米葉部對亞洲玉米螟 *Ostrinia furncalis* (Gucen'ee)之抗蟲性檢定、比較與穩定性分析。國立臺灣大學農學院研究報告 30：114-122。
18.郭能成、陳成、曾清田。1991。開花期玉米對亞洲玉米螟 *Ostrinia furncalis* (Gucen'ee)之抗蟲性檢定、比較與穩定性分析。國立臺灣大學農學院研究報告 31：98-107。
19.陳成、林順福。1986。玉米染色體轉座之研究(Ⅰ)染色體轉座對於農藝性狀之影響。國立臺灣大學農學院研究報告 26：1-12。
20.陳成、連大進。1989。玉米種質與環境交感效應之研究。玉米之生理遺傳與育種中央研究院植物研究所專刊 7：9-28。
21.陳成、劉孔生。1984a。玉米蠟質基因於雌雄配子體之競爭效應。科學發展月刊 11：1373-1380。
22.陳成、劉孔生。1984b。玉米全套染色體轉座同源系之建立。國立臺灣大學農學院研究報告 24：55-64。
23.陳成、陳耀煌、李成章、周微茂。1985。玉米在不同地域及週年栽培環境下之穩定性。中華農學會報 130：24-36。
24.陳成、劉景平、林順福。1987。玉米染色體轉座效應之研究(Ⅱ)染色體轉作效應對傳遞率之影響。國立臺灣大學農學院研究報告 27：1-8。
25.陳成、滕民強。1985。玉米逆境生育下之遺傳育種研究。雜糧作物試驗簡報 26：130-150。
26.陳耀煌、陳成。1984。玉米不同世代組合之純質族群對於栽培環境之反應。國立臺灣大學農學院研究報告 24：47-54。
27.陳耀煌、陳成、陳宗禮、周微茂、李成章。1984。玉米耐寒性種質的篩選與檢定。中華農學會報 128：17-28。
28.陳國雄。1985。臺灣地區雜交玉米採種之研究。臺灣省政府農林廳種苗繁殖場試驗報告 7：1-13。
29.馬馼。1991。以DNA標記再探討玉米之回交育種。中央研究院植物學彙刊 32：179-186。
30.張新吉。1968a。玉米露菌病抵抗性之遺傳研究。玉米研究中心研究彙報 6：1-6。
31.張新吉。1968b。雜交玉米新品種臺南八號之育成。臺南區農業改良場研究彙報 1：11-12。
32.張新吉。1986。白色超甜玉米「蜜玉」的特性和栽培要點。園藝之友 14-16。
33.張新吉。1987。介紹臺灣省第一個雜交糯玉米品種「美珍」。臺灣之種苗 9：9-10。
34.張新吉。1990。超甜玉米「華珍」(發表中)。
35.張新吉、謝桑煙。1962。雜交玉米"臺南5號"之育成。玉米研究中心研究彙報 1：1-3。
36.張新吉、林輝雄。1968。玉米露菌病對產量之影響。玉米研究中心研究彙報 6：7-10。
37.張新吉、吳炎融。1970a。早熟雜交種「臺南九號」之育成。玉米研究中心研究彙報 8：31-36。
38.張新吉、吳德雄。1970b。玉米綜合品種「臺南十號」之選拔。玉米研究中心研究彙報 8：37-42。
39.張新吉、吳炎融。1972。雜交玉米臺南11號及臺南12號之育成。玉米研究中心研

究彙報 9：1-5。
40.張新吉、吳炎融。1976。雜交玉米"臺南13號"之育成。玉米研究中心研究彙報11：12-15。
41.張新吉、吳炎融。1978。抗露菌病雜交甜玉米"臺南14號"之育成。玉米研究中心研究彙報 12：9-14。
42.張新吉、吳炎融。1980。雜交甜玉米臺南十五號之育成。玉米研究中心研究彙報14：1-12。
43.張平順、劉景平。1986。玉米最適授粉方式之探討(Ⅰ)單交玉米系統間之最適授粉方式。嘉義農專學報 14：21-29。
44.張平順、劉景平。1987。玉米最適授粉方式之探討(Ⅱ)玉米自交系之最適授粉方式。嘉義農專學報 15：195-203。
45.張世融、盧虎生、黃懿秦、朱鈞。1994。不同地區臺南白玉米貯藏性蛋白質(zein) 之含量與變異。中華農藝 4：129-135。
46.莊周瑞、盧英權、呂宗佳。1986。玉米不同粒型種源間子粒zein蛋白含量、粒重及產量差異之研究。中華農業研究 35：253-262。
47.莊淑貞、胡凱康、陳榮芳、王小華、林俊義。1993。單雜交玉米種子純度鑑定之電詠圖譜。中華農藝 3：63-73。
48.曾清田、陳振耕、曾建銘。1991。單雜交玉米臺南17號之育成。臺南區農業改良場研究彙報 26：22-31。
49.曾清田、詹碧蓮、曾建銘。1992。超甜玉米新品種「臺南 18 號」之育成。臺南區農業改良場研究彙報 29：23-40。
50.曾清田、陳振耕、張新吉。1993。青割玉米臺南 19 號之育成。青割玉米新品系南育 Si-16 號申請登記命審查資料。
51.曾建銘。1984。玉米品種對不同甘蔗嵌紋病型系之反應。臺灣省臺南區農業改良場研究彙報 18：47-52。
52.葉忠川。1984。玉米銹病判別與抗病篩選。中華農業研究 33：306-315。
53.葉忠川。1986。玉米銹病菌之研究。中華農業研究 35：91-93。
54.葉忠川。1992。玉米銹病之生物學及抗病育種。植物保護學會會刊 34：75-79。
55.葉忠川、蔡阿輝。1987。玉米煤紋病抗病篩選與抵抗性之研究。中華農業研究36：406-412。
56.葉忠川、蔡阿輝。1988。臺灣玉米煤紋病菌之生理小種。中華農業研究 37：68-75。
57.黃懿秦。1990。移位因子、遺傳變異與作物改良。園藝作物育種講習會專刊臺灣省農業試驗所特刊 31：121-140。
58.黃懿秦。1993。臺灣栽培環境下玉米品種之演變。海峽兩岸作物生產與環境相關研討會發表論文選輯大陸農業專題研究8：138-140。
59.黃懿秦、陳成。1980。玉米不同轉座染色體組合對結實率之影響。中華農學會報110：23-37。
60.黃懿秦、曾美倉、謝兆樞。1989。不經人爲選拔之玉米自交系與其雜交F間之關係初探。玉米之生理遺傳與育種 中央研究院植物研究所專刊 7：1-8。
61.黃懿秦、楊文煌、曾美倉、謝兆樞。1990a。不同環境下「臺南白」玉米品種開花及吐絲所需之天數，生長積溫及熱量單位的比較 。國立臺灣大學農學院研究報告 30：40-51。
62.黃懿秦、楊文煌、曾美倉、謝兆樞。1990b。不同地區之臺南白玉米族群間農藝性狀差異性之比較。國立臺灣大學農學院研究報告 30：52-59。

63.黃懿秦、彭雲明、曾美倉。1991。氮肥施用量與栽培密度對玉米雜種優勢的影響。中華農藝 1：115-130。
64.萬雄、張新吉、湯文道。1968。玉米蛋白質品質的改良及營養價值。科學農業 16：189-196。
65.萬雄、呂宗佳、鄭心嫻。1978。暗玉米(opaque-2)蛋白質含量之遺傳。中華農業研究 27：53-60。
66.萬雄、呂宗佳、盧煌勝、鄭心嫻。1981。花粉來源與雜交組合對暗玉米蛋白質、離胺酸及油分含量的影響。中華農業研究 30：341-349。
67.萬雄、呂宗佳、盧煌勝、何千里。1986。單雜交玉米臺農351號之育成。中華農業研究 35：11-22。
68.萬雄、葉忠川、陳紹崇。1993。玉米黑麴菌之抗性檢定與篩選方法之研究。華岡農科學報 6：35-43。
69.鄧汀欽。1985。玉米矮化嵌紋病毒B型系統之鑑定與抗病檢定。中華農業研究 34：195-206。
70.鄧汀欽、楊一郎。1988。玉米品種對矮化嵌紋病毒之反應。中華農業研究 37：196-206。
71.鄧汀欽、楊一郎、蔡淑娓。1989。嵌紋病對玉米生育之影響及篩選抗病品系用於田間之效益。中華農業研究 38：446-457。
72.楊文煌、黃懿秦。1991a。混合選拔對臺南白玉米族群產量及其他農藝性狀之影響。中華農藝 1：131-146。
73.楊文煌、黃懿秦。1991b。臺南白玉米族群經混合選拔後子實充實期及充實速率與其產量之關係。中華農藝 1：195-206。
74.楊文煌、黃懿秦、曾美倉、黃賢喜。1991。不同栽培環境對臺南白玉米產量及藝性狀的影響。中華農藝 1：293-308。
75.楊居成。1989。組織培養技術應用於玉米耐鹽性之研究、玉米之生理遺傳與育種中央研究院植物研究所專刊 7：167-176。
76.農林廳。1954-1994。臺灣農業年報。臺灣省政府農林廳。南投。
77.鄭仲孚。1963。臺灣雜糧作物品種圖說，pp.167-191。臺灣省政府農林廳，南投。
78.蔡武雄、段中漢、杜金池。1991。玉米莖腐病抗病品種之篩選方法。中華農業研究 40：45-51。
79.蔡嘉寅。1993。玉米胚乳內 zein 的合成和功能。植物學學術研討會編交集中央研究院植物研究所專刊 13：47-55。
80.潘素美。1984。玉米耐鹽性的研究(一)耐鹽品系的篩選及其 Acid phosphatase 活性的測定。中華農學會報 127：58-67。
81.劉孔生、陳成。1978。利用玉米全套轉座染色體材料釐定抗病基因之座落位置。中華農學會報 104：5-12。
82.劉孔生、陳成。1984。玉米全套染色體轉座於不同世代組合對砂耕幼苗生長勢之影響。科學發展月刊 11：1381-1400。
83.劉孔生、陳成。1985a。染色體轉座對玉米結實率影響之研究。中華農業研究 34：11-20。
84.劉孔生、陳成。1985b。蠟質基因對於玉米子實容積重及砂耕幼苗生長勢之影響。中華農業研究 34：428-436。
85.劉孔生、陳成。1986。玉米雙對染色體轉座之成株農藝性狀對子實產量之影響。中華農業研究 35：424-436。
86.劉孔生、呂宗佳、盧煌勝、謝光照、何千里、蕭建興。1990。皺縮及蠟質基因對玉米農藝性狀之影響。宜蘭農工學報 2：37-49。
87.廖成康、蔡新聲。1991a。玉米未成熟胚培養(一)影響癒合組織形成因子之研究。

中華農藝 1：101-113。

88.廖成康、蔡新聲。1991b。玉米未成熟胚培養(二)癒合組織的生長及分化研究。中華農藝 1：169-184。

89.盧煌勝。1988。優良單交種玉米之親本改良(Ⅰ)理想供給親自交系之鑑別。中華農業研究 37：360-365。

90.盧煌勝、何千里、謝光照。1992。玉米族群 ETO Illinois 之遺傳變異產量與潛力。中華農業研究 41：331-337。

91.盧煌勝、何千里、謝光照。1993。優良單交種玉米之親本改良(二)理想族群之鑑別。中華農藝 3：101-112。

92.盧煌勝、蔡武雄、謝光照、何千里。1990。玉米普通型銹病及南方型銹病抗病族群之評估。 中華農業研究 39：269-276。

93.盧煌勝、萬雄。1980。 臺灣玉蜀黍增產可能途徑及解除限制因素之對策。科學農業 28(3-4)：85-90。

94.謝光照、盧煌勝、何千里。1991。玉米開花期、吐絲期、頂穗節位及葉數之全互交分析。中華農業研究 40：365-374。

95.謝光照、盧煌勝。1993。玉米成株抗葉枯病之全互交分析。中華農業研究 42：12-18。

96.謝光照、曾富生。1993a。玉米子粒產量及藝性狀在期作與不同粒型組合之變異。中華農業研究 42：345-355。

97.謝光照、曾富生。1993b。玉米不同粒型組合之子粒產量及農藝性狀在期作間組合力之表現。中華農業研究 42：356-369。

98.謝光照、何千里、呂宗佳、劉乳生、盧煌勝。1994。青割玉米單雜交種臺農 2 號之育成。中華農業研究 43：354-372。

99.謝兆樞、黃懿秦、曾美倉。1986。省產玉米顆粒澱粉含量的改良。臺大學藝學系 p.3。

100.Chen, B. H. and H. S. Lu. 1992. Screening corn for resistance to Asian corn borer. Annual Plant Resistance to Insects Newsletter 18:126.

101.Chen, B. H. and H. S. Lu. 1993. Screening corn for resistance to Asian corn borer. Annual Plant Resistance to Insects Newsletter 19:88-89.

102.Chen, B. H. and H. S. Lu. 1994. Screening corn for resistance to Asian corn borer. Annual Plant Resistance to Insects Newsletter 20:78.

103.Huang, Y. C. 1987.Preliminary study on the effect of exotic germplasm on intragenic recombination at waxy locus in maize. *In*: Crop Exploration and Utilization of Genetic Resources. Taichung DAIS Special publication 8:101-104.

104.Wu, H. R., G. J. Shieh, H. S. Lu, S. H. Wan, J. A. Stromberger, and C. Y. Tsai. 1994. Biochemical traits of ammonium utiliza- tion in maize. Proc. The 7th Internation Congress of SABRAO. Academia Sinica, Taipei, Taiwan. pp.595-608.

The Achievement and Prospect of Maize Breeding in Taiwan

Hung-shung Lu

Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute
Wufeng, Taichung, Taiwan 41306, ROC

Originally as a minor crop grown in splope and upland fields under rice-based cropping system in Taiwan, maize development has been increased both in demand and in multiple-use after the change of agricultural policy. For past forty years, local maize breeder have done their best in collecting germplasms and using breeding strategies, and have developed 10 field maize, 7 green maize and 2 forage maize varieties as well as tremendous accomplishment in relative researches. Looking into future prospect, lowering production cost, maintaining environmental quality, well-distributing the running out water resource, and developing more competitive special products are important objectives to overcome. Hence, development of hybrids with multiple pest resistance, better performance in low fertilizer condition, suitability for machine management and high drough tolerance is urgently needed.

Keywords: Maize, Varietal improvement.

台灣玉米栽培技術之改進

曾　清　田
臺南區農業改良場

摘　要

本省近十年來玉米栽培技術改進，具顯著成效者有 (1) 不整地播種；(2) 雙層施肥；(3) 輪作制度調整及 (4)玉米螟綜合防治。不整地播種在花東地區已普遍推行。據臺東場及花蓮場試驗結果指出，實施不整地播種可減少植株倒伏率，增加產量 5-7% ，提高收益 31-61% 。雙層施肥由於簡化田間作業，節省施肥量，促進玉米生育及產量，目前已在全省玉米主要栽培區，普遍採行。據花蓮場試驗報告指出，採用雙層施肥可增加玉米產量 6% 。據臺南場辦理五年 (75-79 年) 水旱田輪作試驗結果顯示，水稻－田菁－玉米之輪作模式，因夏季種植田菁可改善土壤肥力，使秋作玉米平均公頃產量增加 31% ，最爲明顯，此一耕作模式已在雲嘉南地區普遍推行。而飼料玉米螟實施綜合防治 (全期釋放蜂片四次，每次每公頃釋放 75 片，計釋放 300 片，並於輪生初期及後期各施放粒劑一次)，較一般慣行法 (藥劑法) 每公頃可增產 422 公斤，每公頃增加收益 6,057 元。長期全面大量釋放赤眼卵蜂片，已使嘉義地區玉米螟密度從 74 年平均每誘蟲器誘集到之雄蛾數 7.2 隻降至 79 年的 4.8 隻，使玉米螟田間密度降幅達 33.3% 。顯然長期全面性大量釋放蜂片之結果，已收到累積抑制 (accumulative suppression) 玉米螟族群密度之效果。

關鍵詞：玉米、栽培技術、不整地栽培、施肥、輪作、玉米螟。

前　言

本省玉米生產主要供做飼料用，部份則做爲加工之原料。光復初期，畜牧養殖業未興，玉米種植面積祇幾千公頃，品種都爲天然混交種，一般栽培管理較爲粗放，平均公頃產量僅 1.5 公噸 (臺灣農業年報，1946)。茲後因經濟發展，帶動畜牧業之興起，飼料需求量遽增，加以雜交品種育成推廣，提高農民種植意願，玉米栽培面積逐年增加。唯六十年代後國內經濟更持續成長，國民所得提高教育普及，改變國人以米食爲主的消費型態，使得稻米生產過剩，致政府財政不勝荷。因此，爲平衡稻米產銷，紓解財政壓力，政府遂於民國 73 年起推行稻田轉作政策。在政府鼓勵及保價收購獎勵下，玉米栽培面積急速增加，至 78 年最高達　67,345 公頃，

年產量爲 276,645 公噸，平均公頃產量爲 4,202 公斤。82 年平均公頃產量更達 4,710 公斤，較諸稻田轉作前民國 72 年之 3,167 公斤，增產約 1.5 倍 (臺灣農業年報，1994)。足見本省近十年來玉米單位面積產量之增加顯著。揆諸事因，實由於近年政府及各研究場所致力品種改良及栽培技術改進之結果。而本省近十年來玉米栽培技術改進具顯著成效者有：1.不整地播種；2.雙層施肥；3.輪作制度調整及4.玉米螟綜合防治。茲將上述各項栽培技術及其成果依序詳介於后，藉供試驗研究及推廣之參考。

不整地栽培

玉米不整地栽培，不但省工且可防止表土流失保持地力。此種耕作方式美國于 1940 年代即已遍推行 (Jones et al., 1965)。而本省玉米不整地栽培，于民國 78 年前後在東部地區逐漸推廣，其種植時期是在水稻後作，利用不整地播種機栽植玉米。在施實不整地播種前，先噴灑接觸性殺草劑防除雜草，使玉米初期生育不受雜草干擾。由於未經整地，且設有排水溝，灌排水均較容易，植株不易倒伏。而整地播種者，則因地表鬆軟，植株較易受下雨或强風吹襲而倒伏。

玉米不整地栽培，因省工易管理，現已在花東地區普遍推行。本栽培法在推廣前，臺東場及花蓮場曾分別在其區內進行田間栽培示範。

臺東場是在鹿野鄉辦理示範二年，第一年 (78 年)示範面積爲 5 公頃，第二年 (79 年) 爲 10 公頃，行株距爲 75×25 公分，示範品種爲臺農 351 號，播種前噴施接觸性殺草劑防除雜草。播種後視田區排水狀況，開鑿環溝及田間排水溝以利排水。公頃氮素用量爲 180 公斤，磷酐 60 公斤，氧化鉀 60 公斤。基肥：氮素三分之一量，磷素全量及鉀素二分之一量混合後，于播種時施用。追肥：氮素三分之一量，鉀素二分之一量混合後，于發芽後一個月施用。穗肥：氮素三分之一量於抽穗時施用。並以鄰近之整地栽培玉米田爲對照，調查產量、收益及農藝性狀 (郭及林，1991)。

花蓮場則在吉安、鳳林、光復、瑞穗及鹿野等鄉鎮辦理示範二年，第一年 (78 年) 示範面積爲 5-10 公頃，第二年 (79 年) 爲 5-20 公頃。田間播種及管理均仝臺東場。唯花蓮場基肥採用臺肥複合肥料 39 號，公頃用量 400-500 公斤，並於生育適期施追肥 1-2 次。調查產量及收益 (簡及詹，1991)。

臺東場二年示範結果示如表一，從表中可看出，78 年示範區平均公頃產量爲 4,180 公斤，較對照區之 3,860 公斤，增產 8% ，79 年示範區平均公頃產量爲 5,641 公斤，比對照區之 5,347 公斤，增加 6% 。二年平均公頃產量示範區爲 4,910 公斤，較對照區之 4,604 公斤，增產 7% 。示範區產量比對照區增加，主要是示範區採取不整地栽培，土壤堅實，植株不易倒伏，而對照區經整地後播種，土壤鬆軟，植株較易受雨水及强風吹襲而倒伏，造成缺株而影響產量，從表三可知，二年示範結果，示範區之倒伏率爲 0-3% ，而對照區則爲 1.8-15% 。二年平均公頃純收益示範區爲 29,737 元，比對照區之 22,666 元，增加收入達 31% (表一)。這主要是不整地播種不需整地費，降低生產成本 9% 及產量增加之結果 (表二及表一)。

花蓮場二年示範結果列如表四，由表中可知，78 年平均公頃產量示範區與對照區相近，79年示範區平均公頃產量爲 4,218 公斤，較對照區之 3,861 公斤，增加 9% 。二年平均結果示範區爲 4,036 公斤，比對照區之 3,860 公斤增產 5% 。二年平均公頃收益

表一 臺東區玉米不整地機播示範區與對照區產量及收益比較 (1989-1990)

Table 1. The comparison of differences in yield and net return between non-tillage and tillage cultivations for field corn in Taitung area (1989-1990)

Year and crop	Tillage	Yield kg/ha	Yield %	Gross income (NT$/ha)	Production cost (NT$/ha)	Net return NT$/ha	Net return %
Spring 1989	No	4, 180	108	62, 700	40, 855	21, 845	168
	Yes	3, 860	100	57, 900	44, 865	13, 035	100
Spring 1990	No	5, 641	106	77, 884	40, 255	37, 629	117
	Yes	5, 347	100	76, 561	44, 265	32, 296	100
Average	No	4, 910	107	70, 292	40, 555	29, 737	131
	Yes	4, 604	100	67, 231	44, 565	22, 666	100

表二 臺東區玉米不整地機播示範區與對照區生產成本比較 (1989-1990)

Table 2. The comparison of differences in production cost between non-tillage and tillage cultivation for field corn in Taitung area (1989-1990)

Year and crop	Tillage	Seed-bed preparation	Sowing	Seeds	Fertilizer	Labor	Insecticides	Irrigation	Land tax	Total	Index
		NT$/ha									%
Spring 1989	No	-	3, 000	1, 875	6, 260	23, 800	3, 600	1, 720	600	40, 855	91
	Yes	5, 000	2, 500	1, 875	5, 770	23, 800	3, 600	1, 720	600	44, 865	100
Spring 1990	No	-	3, 000	1, 875	6, 260	23, 800	3, 600	1, 720	-*	40, 255	91
	Yes	5, 000	2, 500	1, 875	5, 770	23, 800	3, 600	1, 720	-	44, 265	100

* Land tax was lifted in 1990.

表三 臺東區玉米不整地機播示範區與對照區農藝性狀(1989-1990)

Table 3. Some of maize agronomic characteristis in non-tillage and tillage cultivations in Taitung area (1989-1990)

Year and Crop	Tillage	Plant height	Stalk radius	Lodging	Stalk rot	Rust blight	Leaf spot	Leaf borer	Corn beetle	Leaf miner
		cm		%		class				
Spring 1989	No	194. 5	2. 43	3	0. 3	2	1	1	Light	None
	Yes	199. 5	2. 52	15	0. 8	2	1	1	Light	None
Spring 1990	No	232. 7	2. 60	0	0	1	1	1	Light	None
	Yes	237. 5	2. 63	1. 8	0. 2	1	1	1	Light	None

表四. 花蓮區玉米不整地機播示範區與對照區產量及收益比較 (1989-1990)

Table 4. The comparison of differences in yield and net return between non-tillage and tillage cultivations for field corn in Haulien area (1989-1990)

Year and crop	Township	Tillage	Yield kg/ha	Yield %	Gross income (NT$/ha)	Production cost (NT$/ha)	Net return NT$/ha	Net return %
Spring 1989	Chian	No	4, 369	103	65, 525	38, 655	26, 880	142
		Yes	4, 235	100	63, 525	44, 655	18, 870	100
	Fenglin	No	4, 677	102	70, 155	38, 655	31, 500	130
		Yes	4, 596	100	68, 940	44, 655	24, 285	100
	Kunfur	No	3, 105	96	46, 575	36, 655	9, 920	177
		Yes	3, 218	100	48, 270	42, 655	5, 615	100
	Reisai	No	3, 261	96	48, 915	36, 655	12, 260	150
		Yes	3, 388	100	50, 820	42, 655	8, 165	100
	Average	No	3, 853	100	57, 793	37, 655	20, 140	141
		Yes	3, 859	100	57, 889	43, 655	14, 234	100
Spring 1990	Chian	No	4, 120	104	61, 800	37, 655	24, 145	152
		Yes	3, 970	100	59, 550	43, 655	15, 895	100
	Fenglin	No	4, 356	112	65, 340	37, 655	27, 685	187
		Yes	3, 895	100	58, 425	43, 655	14, 770	100
	Kunfur	No	4, 167	109	62, 505	37, 655	24, 850	182
		Yes	3, 821	100	57, 315	43, 655	13, 660	100
	Reisai	No	4, 230	113	63, 450	37, 655	25, 795	203
		Yes	3, 756	100	56, 340	43, 655	12, 685	100
	Average	No	4, 218	109	63, 273	37, 655	25, 618	180
		Yes	3, 861	100	57, 908	43, 655	14, 253	100
Average in two years		No	4, 036	105	60, 533	37, 655	22, 879	161
		Yes	3, 860	100	57, 899	43, 655	14, 244	100

示範區為 22,879 元，較對照區之 14,244 元，增加收益達 61% 。

由臺東場及花蓮場辦理二年不整地栽培示範結果顯示，不整地機播不但可避免植株受雨水或強風吹襲倒伏，確保公頃株數，增加產量，同時可降低生產成本，提高農民收益。

雙層施肥

玉米屬於吸肥性強，三要素需求量高之深根性作物，為促進玉米生育及產量，花蓮場于民國 77 年研製成玉米播種兼雙層施肥機 (林等，1988)。採用本播種機可同時完成播種及施肥作業，玉米全期所需肥料分淺層 (5-8 cm 深) 及深層 (20-25 cm 深)，全部條施在播種溝兩側。淺層施肥提供玉米生育初期所需之養料，而深層肥料供給生育中、後期生長所需養分。根據 Donahue et al. (1971) 利用鑿犁 (chiseling) 配合深層施肥，可使玉米增產 30% ，而鳥澤 (1981) 使用一部份氮肥，全量磷肥及鉀肥為基肥，條施種子兩側，可促進根群發育，提高肥料利用率。

林等 (1988) 在花蓮吉安鄉及鳳林鎮，利用自行研製之播種兼雙層施肥機進行玉米栽培試驗，為期二年 (75-76 年)。在本試驗中林等 (1988) 比較 (1) 三要素用量為 140 kg N/ha、110 kg P_2O_5/ha、100 kg K_2O/ha (臺肥 39 號 500 kg/ha ＋臺肥 1 號 400 kg/ha) 利用播種兼雙層施肥機於播種時一次施完；及 (2)三要素用量為 144 kg N/ha、108kg P_2O_5/ha、72 kg K_2O/ha (臺肥 39 號 600 kg/ha＋硫酸錏 343 kg/ha) 分二次施用，第一次於播種時施用臺肥 39 號 600 kg/ha，另一次在株高 40 cm 時施用硫酸錏 343 kg/ha 作追肥。試驗結果顯示，利用本機種於播種時將玉米全肥料量 (臺肥 39 號 500 kg/ha ＋臺肥 1 號 400 kg/ha) 分雙層一次施完，可促進玉米初期生育，提早開花，並增加子實產量 6-8% (表五)。

玉米雙層施肥作業方式由於可促進玉米生育及產量，兼可節省肥料量及工資，提高農民收益，現已在雲嘉南玉米栽培區普遍推行。

表五　雙層施肥對玉米農藝性狀及產量之影響

Table 5. The effect of two-layer fertilizer application on some of maize agronomic characteristics and its grain yield.

		Location									
		Chian				Fenglin				Average	
Year and crop	Treatment*	Days to tasseling	Plant ht. (cm)	Ear ht. (cm)	Grain yield (kg/ha)	Days to tasseling	Plant ht. (cm)	Ear ht. (cm)	Grain yield (kg/ha)	Grain yield (kg/ha)	Index (%)
Fall	1	52	203	16	3,461	52	207	16	3,891	3,676	108
1986	2 (CK)	55	192	15	3,141	55	200	16	3,656	3,398	100
Spring	1	69	237	13	3,162	69	241	13	3,393	3,278	106
1987	2 (CK)	71	230	13	2,997	71	239	13	3,213	3,105	100

* Treatment 1: 140 kg N/ha、110 kg P_2O_5/ha、100 kg K_2O/ha used as basal dressing.
Treatment 2: 144 kg N/ha、108 kg P_2O_5/ha、72 kg K_2O/ha used as basal and top dressings.
See text for details of method of fertilization.

輪作制度調整

為配合稻田轉作政策推行，李等 (1992) 於民國 75-79 年在臺南區農業改良場場嘉義分場 (嘉義縣鹿草鄉) 雙期作田，進行水旱田輪作栽培試驗，藉以探討水稻與旱作輪作對土壤理化性及作物產能之影響。以一期或二期水稻與旱作組成，處理為 (1) 水稻－水稻 (對照)，(2) 水稻－大豆－玉米，(3) 水稻－田菁－玉米，(4) 大豆－水稻－玉米，(5) 高粱－宿根高粱－玉米，(6) 高粱－大豆－玉米，計六種輪作模式進行試驗。經五年田間試驗結果顯示，水稻與旱作輪作可改善土壤理化性，增加有效性磷鉀成份 (表六)。其中以水稻－田菁－玉米輪作模式，因夏季種植田菁增加有機質，可改善土壤肥力，使秋季玉米平均公頃產量增加 31% ，最為明顯 (表七)。此一耕作模式已在雲嘉南地區普遍推行。

表六　不同耕作制度對土壤肥力之影響 (1986-1990)

Table 6. The effect of different cropping systems on soil fertility (1986-1990)

Cropping system	PH value						Organic matter (%)					
	Before expt.	1986	1987	1988	1989	1990	Before expt.	1986	1987	1988	1989	1990
1. Rice-Rice	5.9	+0.1	-0.4	-0.3	-0.3	-0.8	1.49	-0.33	-0.35	-0.46	-0.41	+0.07
2. Rice-Soybean-Corn	5.9	-1.0	-0.4	-0.3	-0.6	-1.2	1.46	-0.10	-0.28	-0.28	-0.25	-0.33
3. Rice-Sesbania-Corn	6.1	-0.8	-0.7	-0.6	-0.9	0	1.53	-0.14	-0.36	-0.36	+0.11	-0.06
4. Soybean-Rice-Corn	6.3	-1.0	-1.0	-0.6	-1.0	-1.4	1.24	-0.23	-0.18	-0.13	-0.31	-0.01
5. Sorghum-Ratoon sorghum-corn	5.8	-1.2	-1.1	-1.2	-0.3	-0.8	1.39	-0.20	-0.45	-0.45	-0.26	-0.27
6. Sorghum-Soybean-Corn	5.7	-1.2	-0.8	+0.2	-0.3	-0.5	1.62	-0.33	-0.60	-0.64	-0.79	-0.58

Cropping system	P_2O_5 (kg/ha)						K_2O (kg/ha)					
	Before expt.	1986	1987	1988	1989	1990	Before expt.	1986	1987	1988	1989	1990
1. Rice-Rice	67	+21	-14	+42	+64	+44	174	-28	-18	-61	-8	-94
2. Rice-Soybean-Corn	70	-6	-6	+50	+65	+59	147	+12	-38	-42	-27	+14
3. Rice-Sesbania-Corn	66	+2	+30	+29	+59	+58	162	-35	-45	-48	-75	+47
4. Soybean-Rice-Corn	72	-32	+18	+86	+152	+96	152	-6	-26	-2	-77	+77
5. Sorghum-Ratoon sorghum-Corn	78	+52	+62	+172	+133	+120	170	+114	+121	+45	-7	+59
6. Sorghum-Soybean-Corn	76	+23	+29	+29	+72	+66	170	+66	-69	-70	-88	+3

表七. 不同耕作制度下秋作玉米產量 (1986-1990)

Table 7. The corn grain yield in fall crop of different cropping systems (1986-1990)

Cropping system	Grain yield (kg/ha)					Average	Index
	1986	1987	1988	1989	1990	(kg/ha)	(%)
2. Rice-Soybean-Corn	7, 232	3, 352 b*	6, 472 b	4, 620 b	5, 677 cd	5, 471	99
3. Roce-Sesbania-Corn	8, 483	4, 943 a	9, 025 a	5, 205 b	8, 332 a	7, 198	131
4. Soybean-Rice-Corn	7, 671	2, 890 b	5, 721 b	6, 727 a	5, 131 d	5, 508	100
5. Soybean-Ratoon sorghum-Corn	7, 675	4, 921 a	7, 973 a	3, 977 b	7, 798 ab	6, 469	117
6. Sorghum-Soybean-Corn	7, 522	3, 062 b	6, 306 b	5, 400 ab	6, 585 bc	5, 775	105

*Means in same column follwod by same letter do not differ significanly at 5% level by DMRT.

亞洲玉米螟 (*Ostrinia furnacalis* Guene'e) 綜合防治

亞洲玉米螟在本省南部每年可發生 6-8 代，是危害玉米之最重要害蟲，危害嚴重時被害率可達 90% 。而農民對該蟲之防治費用即佔總收成之 6-11% (Tseng, 1987)，尤其近年來在政府推行稻田轉作政策下，玉米栽培面積逐年增加，益顯該蟲之重要性，農委會有鑑及此，爲減輕農民用藥防治該蟲之成本負擔，及避免對環境之嚴重污染，積極推行大型生物綜合防治計劃，期達到有效防治該蟲之危害。茲將此生物綜合防治法按蜂片生產與供應、玉米螟綜合防治及其效益與玉米螟田間族群消長等分述如下 (曾，1991)。

一、蜂片生產與供應：

農委會爲充分供應玉米螟赤眼卵蜂片以達到有效防治玉米螟之目的，于 73-75 年間先後成立花蓮糖廠養蜂站、新營糖廠烏樹林養蜂中心及臺南場朴子分場生物防治館專責蜂片生產供應之工作。目前三個養蜂單位均按下列流程進行蜂片生產。糙米裝框→燻蒸→通風→接種外米綴蛾卵→育蛾管理→採蛾→收卵→卵片製作→卵片照射→寄生蜂繁殖→包裝→供應及貯存。蜂片生產工作於民國 73 年春作至 75 年春作是由臺糖公司花蓮糖廠及新營糖廠烏樹林養蜂中心負責。民國 75 年秋作臺南場朴子分場生物防治館落成啓用才加入蜂片生產行列。茲將 73 年至 80 年蜂片生產數量及釋放面積列如表八。

而蜂片供應是在釋放計劃實施前一個月由各實施鄉鎮訂定蜂片釋放量及日期，由農林廳統籌彙整後，再提送各生產單位做爲生產蜂片之依據。蜂片是由各生產單位派專車輸送，或以限時郵件寄至各鄉鎮公所或農會指定之地點，由村里幹事、農事小組長及經辦人員利用村里廣播站廣播通知農友領取，再攜至田間釋放。

二、玉米螟綜合防治及其效益：

飼料玉米螟綜合防治是於玉米發芽 20-25 天後，開始釋放蜂片，以後每隔 8 天釋放一次，至雄花抽穗時止， 每公頃每次釋放

放 75 片，連續釋放 4 次，計 300 片，並於輪生初期及後期各施用粒劑一次 (圖 1)。

表八. 歷年玉米螟生物綜合防治推行面積與蜂片釋放量 (1984-1991)

Table 8. The acreage practiced the integrated control for the Asian corn borer and the total number of egg cards released each year from 1984-1992.

Year	Practiced acreage (ha.)		No. of egg cards released (sheet)	
	Spring crop	Fall crop	Spring crop	Fall crop
1984	21, 819	9, 045	563, 760	2, 318, 890
1985	34, 480	9, 912	1, 089, 825	2, 973, 600
1986	4, 088	11, 483	1, 202, 400	3, 482, 900
1987	5, 256	11, 942	1, 538, 800	3, 588, 740
1988	5, 591	10, 550	1, 819, 400	3, 006, 000
1989	5, 000	10, 000	1, 636, 500	3, 000, 000
1990	5, 095	8, 100	1, 663, 500	2, 430, 000
1991	6, 765	9, 000	2, 349, 000	2, 929, 500
1992	4, 780	9, 120	1, 534, 000	2, 836, 000
Subt ot al	92, 874	89, 152	13, 783, 185	26, 630, 630
Tot al	182, 026		39, 413, 815	

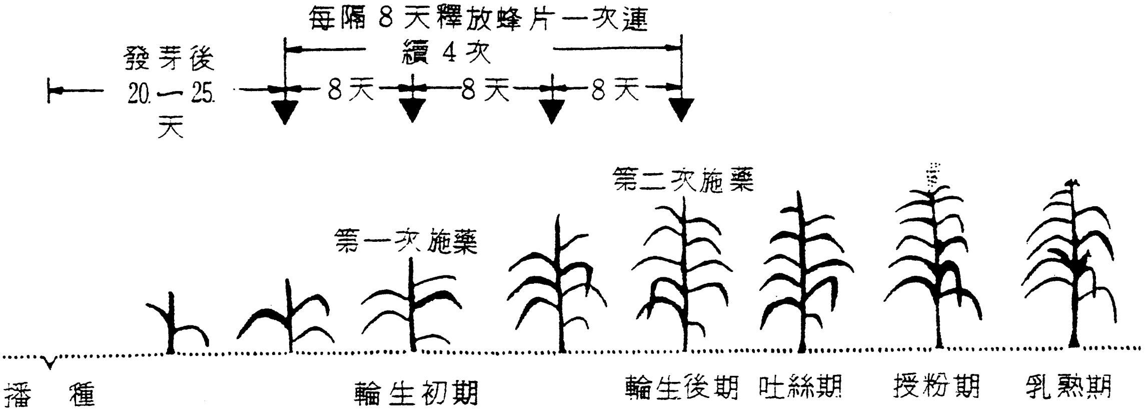

圖1. 飼料玉米螟綜合防治曆

Fig 1. The integrated control of corn borer in field corn

每次釋放取即將於次日羽化之蜂片，放置在玉米略彎垂之葉片背面中央部位，卵面朝外，以小釘書機將蜂片牢釘於葉片上，蜂片應平均分佈於玉米田，倘公頃釋放 75 片，釋放行距爲 12 公尺，每釋行上蜂片間距亦爲 12 公尺，另每次釋行應予更換。

玉米螟綜合防治在飼料玉米實施後，於 74 年至 77 年春作期間，透過各區農業改良場評估綜合防治法，與一般農民慣用法 (藥劑法) 防治玉米螟之成果與效益。

飼料玉米螟綜合房治於 74 年至 77 年春作實施期間，有關螟蟲卵塊密度及其被寄生率調查結果列如表九。由表中可知綜合防治區內之卵塊被寄生率因大量釋放赤眼卵蜂，均維持在 10.2% -26.3% 之間，顯然比藥劑防治區之 1.5% -6.5% 高出甚多，顯示大量釋放赤眼卵蜂可提高玉米螟卵塊之被寄生率。

植株被害率及蟲孔長數／株調查結果列如表十，從表中可看出，植株被害率除 1986 年春作綜合防治區與一般防治區彼此無顯著差異外，其餘各季之植株被害率均以一般防治區較高，彼此並呈顯著差異。而兩者之蟲孔數／株，則無顯著之差異。

表九　飼料玉米田綜合防治區與一般防治區(藥劑防治)之螟蟲卵塊密度與卵塊被寄生率 (1985-1988)

Table 9. The Asian corn borer egg mass density and egg mass parasitism by *T. ostriniae* on the integrated and the conventional control plots of field corn (1985-1988)

Year and Crop	Item	Control method*	
		Integrated	Conventional
Spring 1985	No. of egg mass/plant	2.7 a**	3.0 a
	Egg parasitism	18.0 a	5.0 b
Fall 1985	No. of egg mass/plant	1.3 a	1.8 a
	Egg parasitism	22.0 a	6.0 b
Spring 1986	No. of egg mass/plant	1.5 a	2.4 a
	Egg parasitism	10.2 a	2.0 b
Fall 1986	No. of egg mass/plant	4.0 b	7.8 a
	Egg parasitism	14.0 a	3.5 b
Spring 1987	No. of egg mass/plant	1.8 a	2.2 a
	Egg parasitism	12.1 a	1.5 b
Fall 1987	No. of egg mass/plant	1.5 a	2.2 a
	Egg parasitism	13.4 a	2.2 b
Spring 1988	No. of egg mass/plant	3.6 a	3.0 a
	Egg parasitism	3.0 a	6.5 b

* Integrated method: four releases of *T. ostriniae* (75 egg sheets/ ha each time) combined with 2 insecticide treatments.

Conventional method: insecticide treatments from early whorl to pollen-shedding stage at an interval of 7 to 10 days.

**Means with the same letter of a row are not significantly different at 5% level by DMRT.

表十 飼料玉米田綜合防治區與一般防治區(藥劑防治)之植株被害率及植株蟲孔長度(1985-1988)

Table 10. The percentage of damaged plants and no. of cavities per plant on the integrated and conventional control plots of field corn (1985-1988)

Year and Crop	Item	Control method* Integrated	Conventional
Spring 1985	Damaged plants (%)	29.8 b**	35.0 a
	Cavity number/plant***	0.5 a	1.0 a
Fall 1985	Damaged plants (%)	20.9 b	31.9 a
	Cavity number/plant	0.7 a	1.3 a
Spring 1986	Damaged plants (%)	29.3 a	33.8 a
	Cavity number/plant	3.5 a	4.4 a
Fall 1986	Damaged plants (%)	18.0 b	26.0 a
	Cavity number/plant	3.4 a	4.5 a
Spring 1987	Damaged plants (%)	22.1 b	28.8 a
	Cavity number/plant	2.8 a	3.6 a
Fall 1987	Damaged plants (%)	14.8 b	22.8 a
	Cavity number/plant	0.8 a	1.5 a
Spring 1988	Damaged plants (%)	22.1 b	28.5 a
	Cavity number/plant	3.0 a	3.6 a

* See Table 9 for decription of control methods.

** Means with the same letter of a row are not significantly different at 5% level by DMRT.

*** A cavity of 2.5cm long counted as one cavity, a cavity of 15-cm long counted as six cavities, and so on.

而防治成本及公頃效益分析結果列如表十一，由表中可看出從 1985 至 1988 年綜合防治區之平均每公頃產量較藥劑防治區增產 422 公斤，每公斤以保價收購 15 元計算，則每公頃增加收益 6,330 元，惟公頃防治成本綜合防治區略高於藥劑防治區 274 元，但公頃收益仍可增加 6,057 元，依 74 年至 77 年推行面積共 93,3 02 公頃估算，四年大量釋放赤眼卵蜂片計增加農民收益達新臺幣 5 億 6 仟多萬元之譜。

三、玉米螟田間族群消長：

為瞭解大量釋放赤眼蜂片後，田間玉米螟族群密度消長情形，于 74 年起在臺南場朴子分場每公頃設立處女蛾誘蟲器 4 個。每三天更換處女蛾一次。同時記錄每誘蟲器誘集到之雄蛾數。以旬為單位將誘集到之雄蛾劃出玉米螟族群消長曲線圖，

從圖 2 至圖 6 可看出 74 年平均每個誘蟲器誘集到之雄蛾數爲 7.2 隻，75 年爲 7.0 隻，76 年試驗田農路整建未調查，77 年爲 6.0 隻，78 年爲 5.0 隻，至 79 年降爲 4.8 隻，較諸 74 年的7.2 隻，玉米螟田間密度降幅達 33.3% 。顯示長期全面性大量釋放赤眼卵蜂之結果，已收到累積抑制 (accumulative suppression) 玉米螟田間族群密度之效果。

表十一. 飼料玉米田螟蟲綜合防治推行效益比較 (1984-1988)

Table 11. Comparison on the grain yield, production cost, and net return between the integrated and conventional control methods in corn (1984-1988)

Year	Crop	Grain Yield (kg/ha) (NT$/ha) Inte-grated	Conven-tional	Differ-ence	Production cost (NT$/ha) Inte-grated	Conven-tional	Differ-ence	Net return* (NT$/ha) by integrated method
1985	Spring	3,708	3,405	303	4,605	4,320	285	4,260
1985	Fall	4,503	4,087	416	5,672	5,383	289	5,951
1986	Spring	3,869	3,543	326	4,549	4,189	369	4,521
1986	Fall	4,561	3,867	694	4,673	4,383	290	10,120
1987	Spring	4,085	3,854	231	4,684	4,538	146	3,319
1987	Fall	4,396	3,890	506	3,825	3,695	130	7,460
1988	Spring	4,557	4,078	479	4,477	4,065	412	6,773
Average		4,240	3,818	422	4,641	4,368	274	6,057

* Net return = NT$15/kg × Yield/ha − Production cost ($NT/ha).

結　　語

玉米產量之提高，除可藉由品種改良外，栽培技術之有效改進亦不可忽視。本省耕地面積小而零散，玉米產量一向偏低而生產成本偏高。但近十年來在政府獎勵及各場所之努力下，高產品種之育成及栽培技術之不繼改進推廣，玉米單位面積產量已大爲提昇。但在面對政府加入關貿總協 (GATT) 後，因應國內市場所受國際化及自由化之衝擊，欲再增進玉米產量及降低生產成本，以提高其市場競爭力，必須規劃玉米適栽區，並配合水利灌溉系統，採行集團擴大農場經營規模，整合已開發推行之栽培技術(不整地栽培、雙層施肥、耕作制度及推行生物防治玉米螟)，並輔導現有之雜糧農機代耕中心改進經營理念，提高機械耕作效率，當可有效再提高玉米產量及降低生產成本。

參考文獻

1. 李文輝、謝元德、何新奇。1992。水稻旱作輪作制度對土壤理化性、病蟲害發生及作物生產力之影響。水稻旱作輪作與土壤

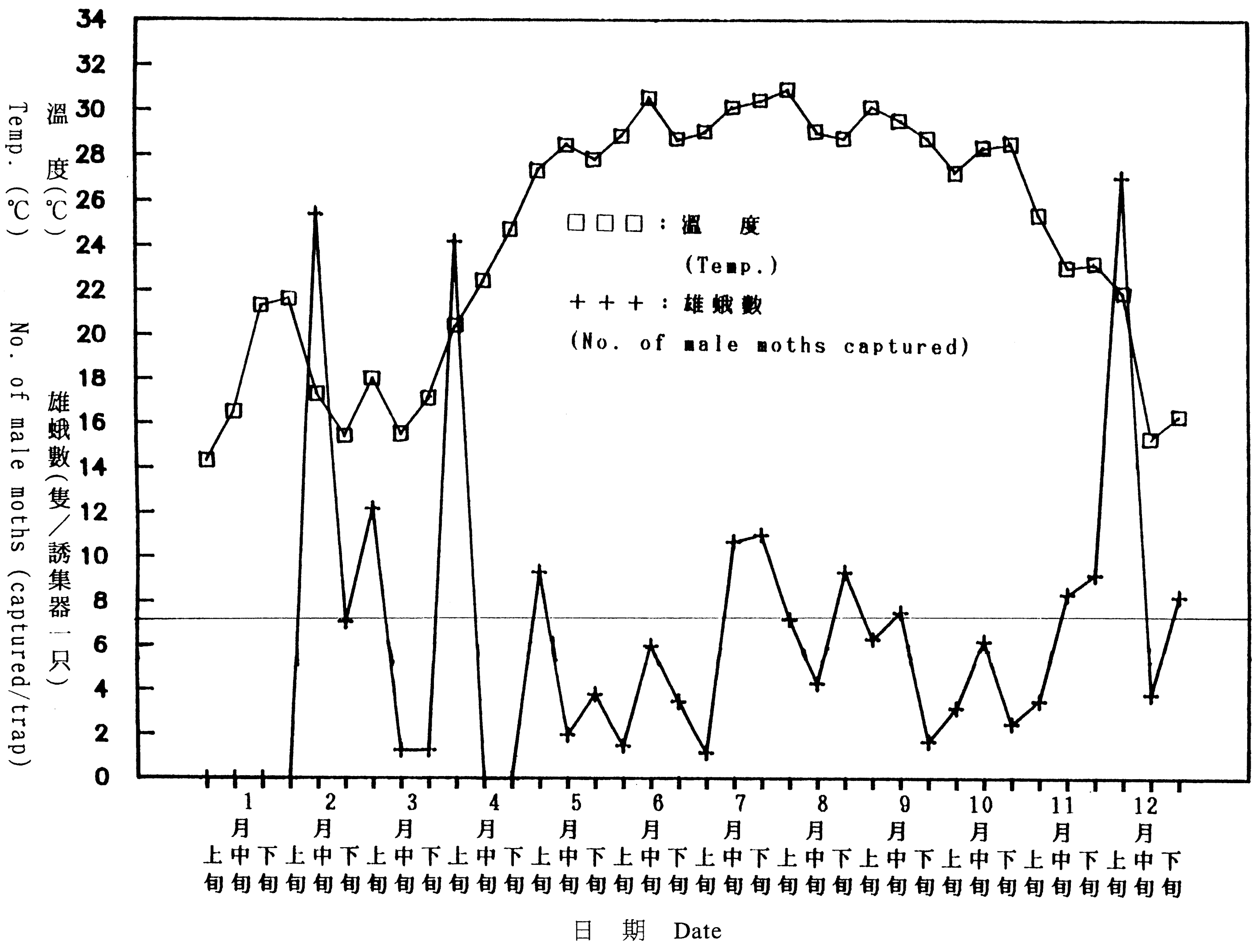

圖2. 嘉義朴子地區玉米螟棲群周年消長情形 (1985)

Fig 2. Seasonal population fluctuation of the Asian corn borer in Chia-I, Potzu area (1985).

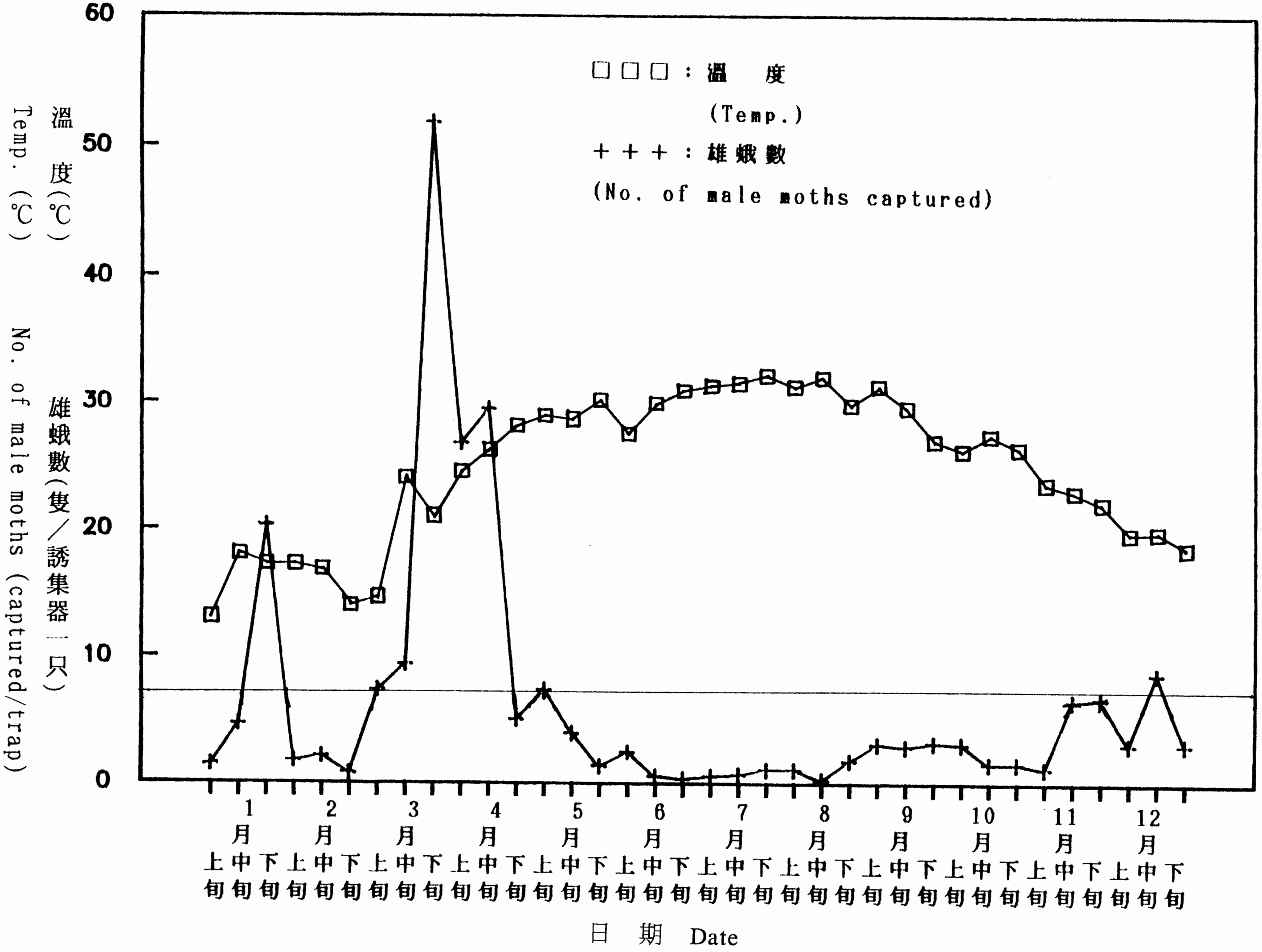

圖3. 嘉義朴子地區玉米螟棲群周年消長情形 (1986)

Fig 3. Seasonal population fluctuation of the Asian corn borer in Chia-I, Potzu area (1986).

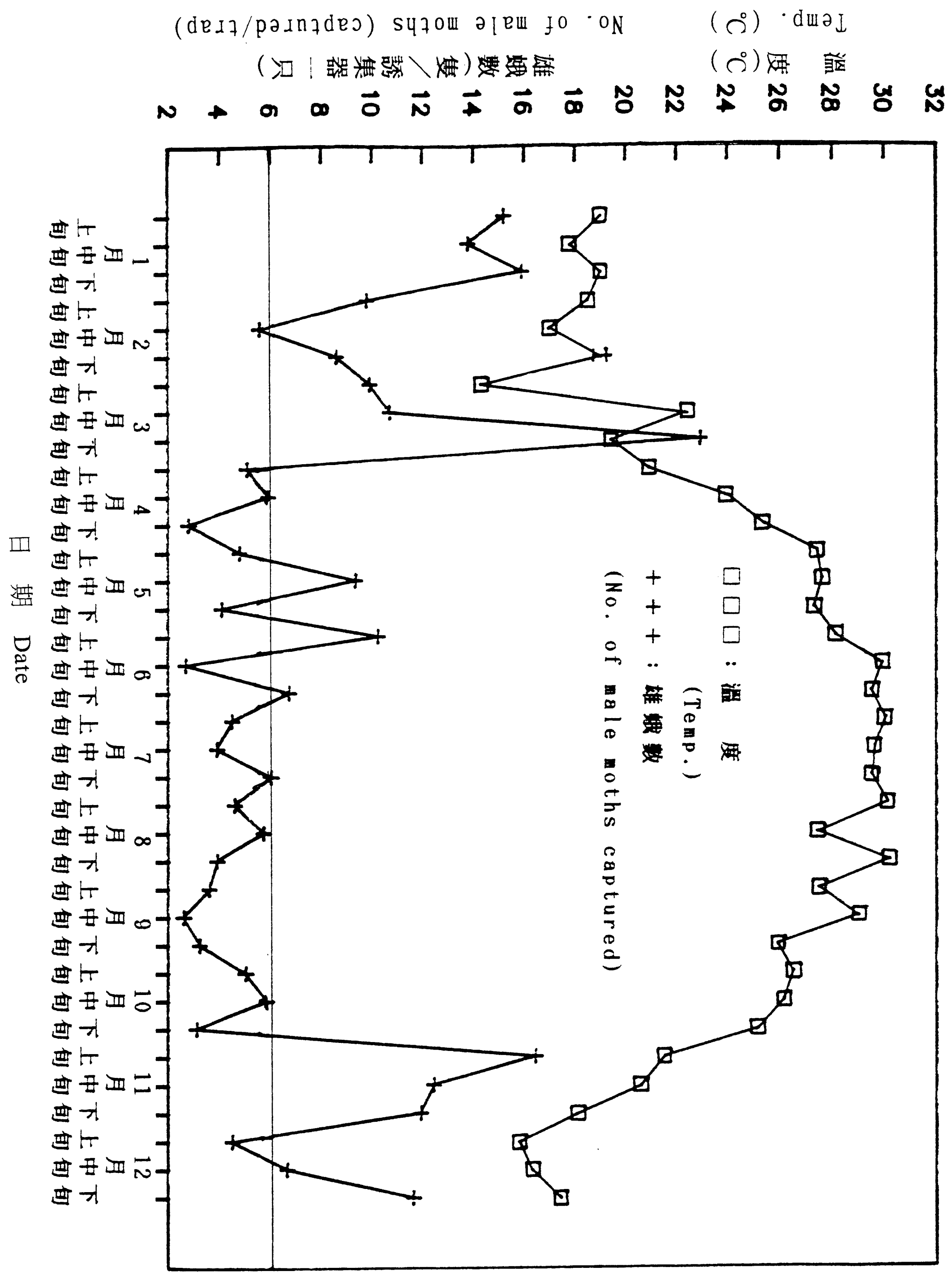

圖4. 嘉義朴子地區玉米螟棲群周年消長情形(1988)
Fig 4. Seasonal population fluctuation of the Asian corn borer in Chia-I, Potzu area (1988).

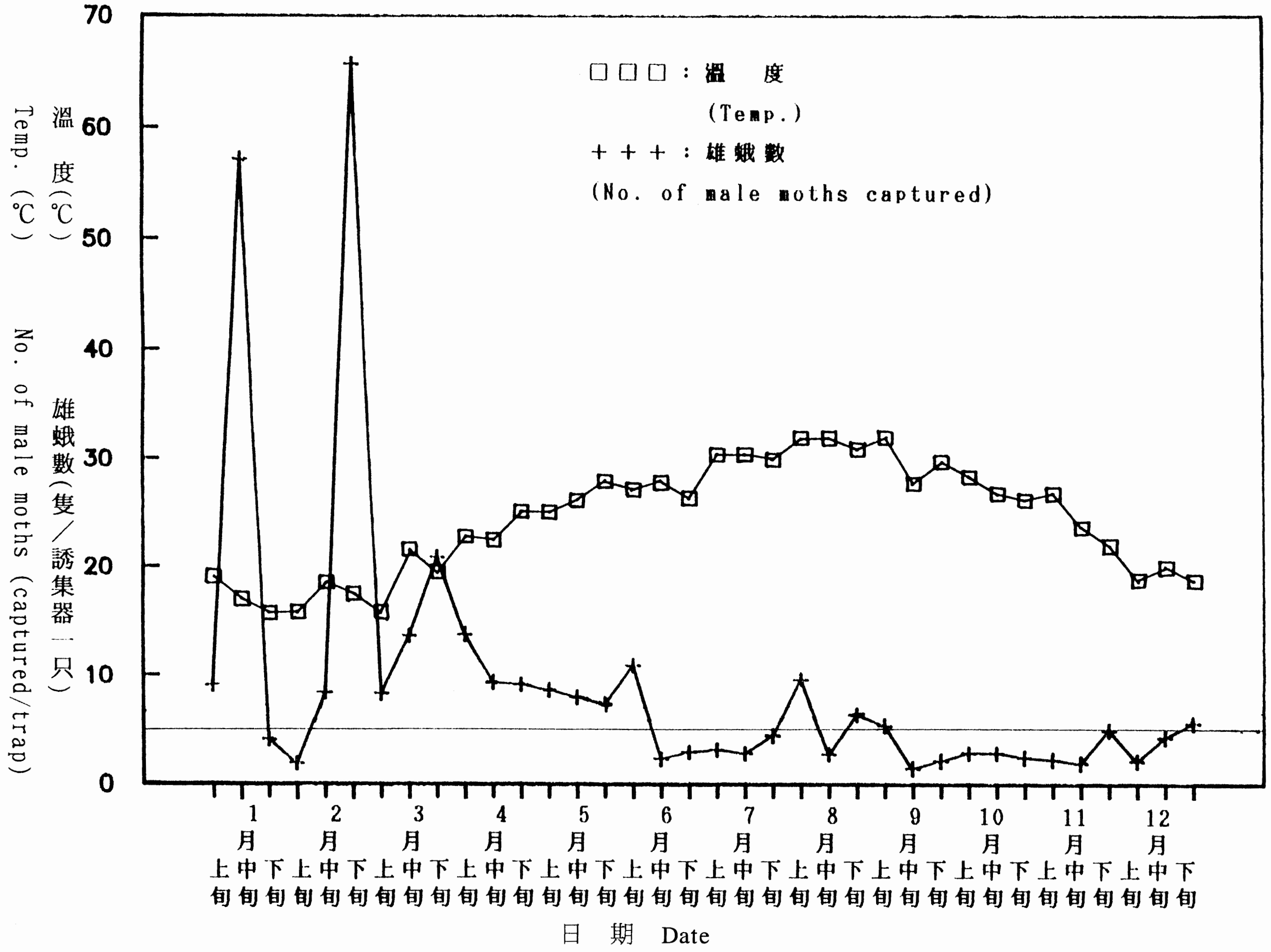

圖5. 嘉義朴子地區玉米螟棲群周年消長情形 (1989)

Fig 5. Seasonal population fluctuation of the Asian corn borer in Chia-I, Potzu area (1989).

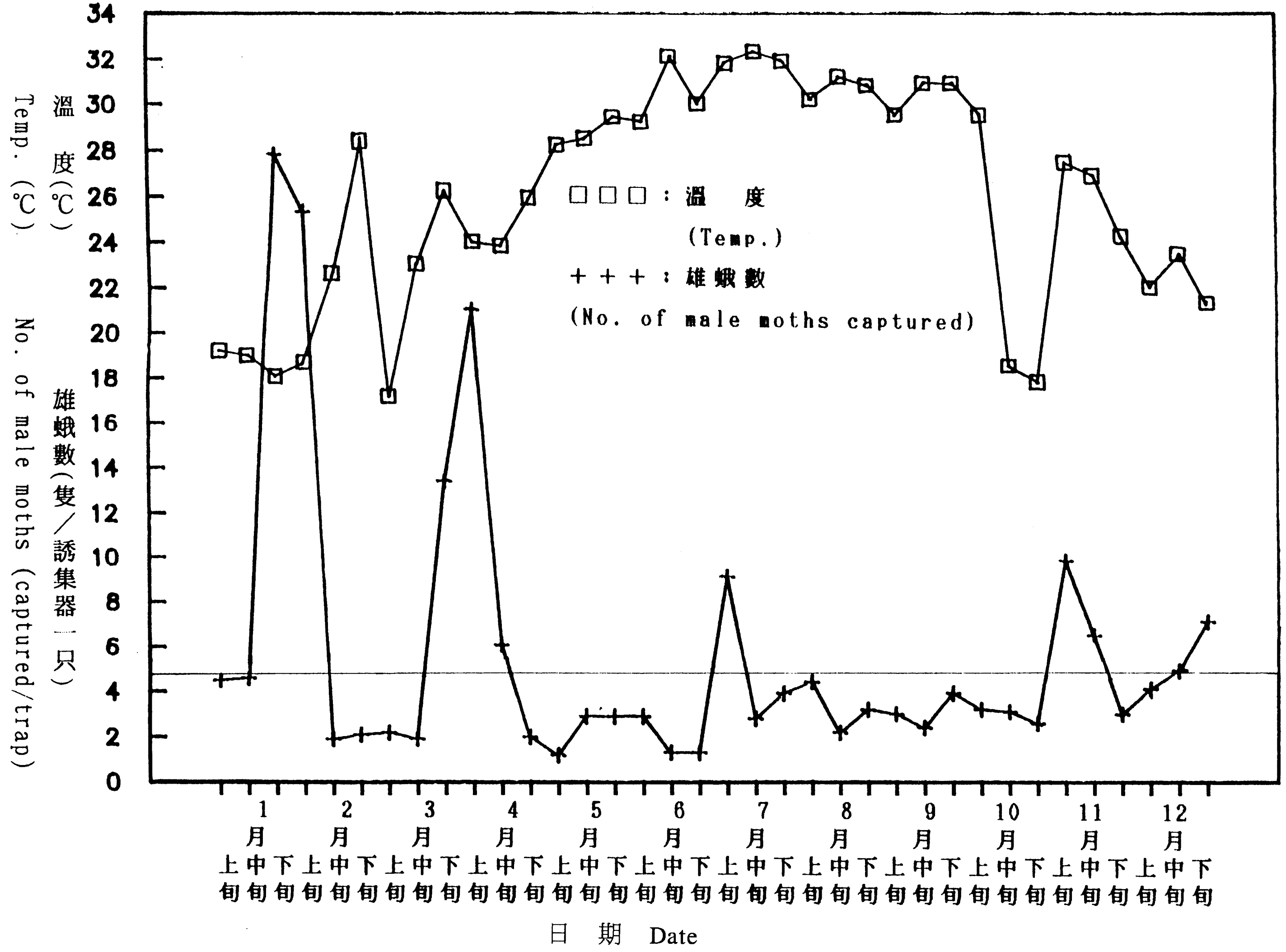

圖6. 嘉義朴子地區玉米螟棲群周年消長情形 (1990)

Fig 6. Seasonal population fluctuation of the Asian corn borer in Chia-I, Potzu area (1990).

理化性、病蟲害發生及作物生產力之關係試驗報告。臺南區農業改良場編印。
2. 林慶喜、陸應政、劉昭雄、蔡界益。1988。玉米播種兼雙層施肥機之研製與田間效果觀察。花蓮區農業改良場研究彙報第四輯。
3. 郭能成、林萬居。1991。玉米機械化不整地省工栽培示範。七十八年及七十九年飼料雜糧作物生產改進計畫執行成果報告。臺南區農業改良場彙編。
4. 曾清田。1991。雜糧作物害蟲之綜合防治技術。病蟲害非農藥防治技術研討會專刊。中華植物保護學會編印。
5. 簡文憲、詹平喜。1991。玉米機械化省工栽培示範。七十八年及七十九年飼料雜糧作物生產改進計畫執行成果報告。臺南場區農業改良場彙編。
6. 臺灣省政府農林廳。1946-1983。臺灣農業年報。南投縣中興新村。
7. 戶澤英男。1981。要素吸收和施肥之基本。玉米栽培技術。PP 97～115。農山漁村文化協會發生行，東京，日本。
8. Donahue, R. L., J. C. Shicklune and L. S. Robertson. 1971. Soil and Plant nutrition. An Introduction to soils and plant growth. 3rd ed. II。
9. Jones, J. N., J. E. Moody, G. M. Shear, W. W. Moschler and T. H. Lillard. 1968. The non-tillage system of corn. Agron. J. 60：17-20。
10. Tseng. C. T. 1987. Determination of the EIL. Caused by the Asian corn borer on two maize cultivars. Tailung No. 351 and Tainan No. 16. Chinese J. Entomol. 7：171-172。

The Improvement of Cultural Practices for Corn Production in Taiwan

Ching-Tien Tseng

Tainan District Agricultural Improvement Station

In the last decade the improved cultural practices on field corn with significant effectiveness included (1) non-tillage cultivation; (2) two-layer fertilizer application; (3) cropping system adjustment; and (4) integrated control of the Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*). Non-tillage cultivation had been widely practiced in eastern area. The experimental results of Taitung DAIS and Hualien DAIS indicated that non-tillage cultivation reduced the number of lodged plants, increased grain yield and net return by 5-7% and 31-60% , respectively as compared with tillage cultivation. Two-layer fertilizer application technique was designed to simplify and reduce the

labor cost for fertilizer application. This cultivation technique had been prevalently adopted in the major corn production area islandwide. According to the experimental report of Hualien DAIS, the practice of two-layer fertilizer application increased grain yield by 6% as compared with conventional fertilizer application. In order to increase the efficiency of water use and land resources, the cropping system of rice-sesbania-corn had been introduced in Yun-Chia-Nan areas. The 5-year experimental results provided by Tainan DAIS indicated that practicing the cropping system of rice-sesbania-corn increased corn grain yied in fall crop by 31% as compared with the rotation pattern of rice- soybean-corn. Applying integrated control (release of *Trichogramma ostriniae* four times each with 75 egg sheets/ha combined with 2 insecticide treatments at the early whorl and the lately whorl stages) was much more effective in decreasing the percentage of damaged plants and increasing the grain yield per hectare than the conventional control (i.e., insecticide treatments applied from the early whorl to the pollen shedding stages at an interval of 7 to 10 days). According to field survey of *Ostriniae furnacalis* population density with virgin female traps in Chiayi area showed that the Asian corn borer had been dropped from 7.2 moths/trap in 1985 to 4.8 moths/trap in 1990. It was obviously that in the long term of large scale and mass release of *T. ostriniae* had obtained accumulative suppression of the Asian corn borer population density in Chiayi area.

Key words: Corn, Cultural practice, Non-tillage, Fertilization, Cropping system, Corn borer.

環境對玉米雜種優勢的影響

黃懿秦　曾美倉　王能啓
國立臺灣大學農藝學系

摘　要

本報告在探討年度差異、生長溫度、栽植密度及氮肥施用量等環境因子對玉米雜種優勢之影響。綜合過去前人之研究，及本研究室近年來之試驗結果，發現玉米農藝性狀雜種優勢之表現，極可能因所使用之親本基因型及F_1雜交種之組合不同而對外在環境因子之反應有所不同。欲藉由栽培管理方式來調控玉米F_1雜種優勢之表現，由本綜合報告中看來，是無法事先加以預測的。

關鍵詞：玉米、雜種優勢、年度、溫度、栽植密度、氮肥。

前　言

早在本世紀初，玉米的雜種優勢就被學者們注意，隨後被廣泛地應用於雜交種的育種及生產上 (Sprague, 1983)。自 1930 年代起至今雜交種的利用對玉米產量的提升提供了60% 的貢獻 (Cardwell, 1982)。但環境因子對雜種優勢的影響常被人忽略，而這方面的研究也不多見，到底在何種環境下玉米的雜種優勢有最大的表現，是一個值得探討的問題。本文將就年度差異、生長溫度、栽植密度及氮肥施用量等方面，綜合前人的研究和本研究室近年來的試驗結果，對玉米雜種優勢在不同環境下的反應提出簡要的敘述及說明，以爲玉米育種者之參考。

不同環境因子對玉米雜種優勢的影響

一、年度

Ulger 和 Becker (1989) 利用了 8 個玉米硬粒種和8個馬齒種玉米自交系爲親本及它們的 16 個 F_1 雜交組合爲材料，在 1983 及 1984 二年進行各農藝性狀雜種優勢 (F_1-MP /MP × 100%) 的估算，結果如表 1，由表1可知開花日數及蛋白質含量 (%) 外，其餘各性狀都有正向的雜種優勢表現，而其中子實產量 (q/ha) 的雜種優勢最大。比較 1983 及 1984 二年之環境條件，1984 年的生育環境比 1983 年差，當年自交系親本開花遲、株高低又低產，然而 1984 年的雜種優勢比 1983 年來得高。

二、溫度

30 年前 McWilliam 和 Griffing (1965) 就利用了 2 個玉米自交系38-11、K4 及它們的正反交 F_1 雜交組合爲材料，在 9 種溫度下〔由 15/10℃（日/夜溫）起，每增加 3℃ 爲一級，至 39/34℃ 止〕，測定相對生長速率的雜種優勢(F_1-MP)，其結果如表 2 所示，

Table 1. Influence of years on average parental performance (P) and on heterosis (F_1 − P).

Character	Year	P	Heterosis	
			Absolute	%
Days to flower	1983	84. 90	-6. 24**	-7
	1984	119. 17	-12. 20**	-10
Plant height (cm)	1983	125. 93	62. 77**	50
	1984	95. 54	100. 90**	106
Ear height (cm)	1983	50. 09	36. 84**	74
	1984	40. 52	40. 98**	101
Leaf area index	1983	1. 78	1. 51**	85
	1984	1. 40	1. 69**	121
Erect plants	1983	87. 03	1. 27ns	1
at harvest (%)	1984	67. 31	12. 94**	19
Grain yield	1983	31. 25	34. 94**	112
(q/ha)	1984	6. 74	49. 59**	736
Ears/plant	1983	0. 94	-0. 03**	-3
	1984	0. 74	0. 23**	31
Grain weight/ear (g)	1983	37. 30	41. 35**	111
	1984	11. 06	51. 15**	463
Grains/ear	1983	160. 86	118. 09**	73
	1984	84. 79	209. 21**	247
1000-kernel	1983	231. 86	51. 69**	22
weight (g)	1984	128. 44	82. 68**	64
Dry matter	1983	55. 20	2. 96**	5
content (%)	1984	36. 91	11. 68**	32
Protein	1983	12. 24	-1. 70**	-14
content (%)	1984	13. 43	-2. 27**	-17
Protein yield	1983	3. 27	2. 69**	82
(q/ha)	1984	0. 77	4. 57**	596

**, ns: heterosis significant with P=0.01 or non significant, respectively (Ulger & Becker, 1989).

由表 2 可知，在各級溫度下，F_1 都有雜種優勢的表現，但在 18/13℃ 以下及 36/31℃ 以上的雜種優勢最大，這主要是因親本自交系的表現相對地大幅降低，而 F_1 的表現比其親本要好的原故，同時 F_1 在不同溫度變級下，其表現型的穩定性也比親本來得好。McWilliam 和 Griffing 又利用同一組材料，於播種後在 27/22℃ 下生長 21 天，然後分別在播種後 21-33 天、33-45 天、45-57 天三個時期給予玉米高溫 (41/32 ℃) 處理 (heat shock)，估算玉米植株的乾物重雜種優勢的表現，結果如表 3。由表 3 知當熱處理次數愈多，雜種優勢愈大，而且隨熱處理次數的增加，雜種優勢有累加的效果。與前述方法大致相同，McWilliam 和 Griffing 另外又利用了4組玉米半自交系及它們的正反交 F_1 進行 2 小時之 50℃ 短時間熱處理，結果如表 4，由表 4 知，雖然是短時間的熱處理，但雜種優勢的反應亦隨熱處理次數的增加而增加。總結的來說，這整個試驗證明玉米植株乾物重之雜種優勢隨溫度之升高而增加，它是一種 temperature-dependent 的雜種優勢。

Table 2. Values for relative growth rate* of heterosis (F_1 －MP) at each temperature.

10^3 × Relative growth rate (g/g/day)								
15/10℃	18/13℃	21/16℃	24/19℃	27/22℃	30/25℃	33/28℃	36/31℃	39/34℃
13.4±0.4	6.3±0.4	2.0±0.3	2.8±0.4	4.2±0.3	5.3±0.3	5.2±0.4	7.5±0.4	20.2±0.6

*Relative growth rate R = 1/t • $\log_e$(wt/w0) (modified from McWilliam & Griffing, 1965)

Table 3. Heterosis (F_1 -MP) following heat-shock treatments of long duration.

Control	Heat-shock Treatment T_1			Heat-shock Treatment T_2			Heat-shock Treatment T_3
	A	B	C	A B	A C	B C	A B C
0.189	0.298	0.388	0.243	0.545	0.448	0.435	0.616

A: First heat-shock period; B: Second heat-shock period; C: Third heat-shock period. (modified from McWilliam & Griffing 1965).

Table 4. Numerical values for temperature-dependent heterosis for various short duration heat shock combinations.

Contrast Designation	Treatment Contrast C_1 T_1	C_2 T_2	C_3 T_3
H_1	-0.049	1.800	7.438**
H_2	3.560*	1.888	6.510**
H_3	-1.754	0.981	7.373**
H_4	0.857	3.776**	8.451**

* and **: Significant at 5% and 1% level, respectively. (modified from McWilliam & Griffing, 1965).

Rood 等人(1985) 的研究，利用 CM7×CM49 玉米 F_1 組合及其親本，在 25/20、25/15 及 20/10℃（日/夜溫）三種溫度處理下，觀察玉米幼苗的乾重、幼苗株高及 GA 含量(GA-like substances)雜種優勢的表現。其雜種優勢利用 potenecratio 表示之 [potence ratio=(maternal-MP)/(F_1 -MP)=h/d]，在表 5 中顯示溫度對玉米幼苗高度、乾物重及 GA 含量雜種優勢的影響。由表 5 知，上述三個性狀雜種優勢的表現隨溫度之下降而減少。但 Rood 等人 (1988) 的試驗中，進一步利用了 4 個玉米自交系 A632、B73、CH607-44 和 CO109 和它們的完全全互交 16 個組合爲材料，在 30/20、25/15 及 20/10℃（日/夜溫）三種溫度處理下，測定幼苗乾重、幼苗高度、葉面積及相對生長速率的 potence ratio (PR) 值，探討溫度對雜種優勢表現的影響。結果如表 6 所示，由表 6 知，上述 4 個性狀都有不錯的雜種優勢，在幼苗乾重，其 PR 値在 20/10℃ 最高，在 25/15℃下最低；而葉面積的 PR 値在 30/20℃ 下最高，25/15℃ 下最低；幼苗高度卻在 25/15℃ 有最高的 PR 値，在 30/20℃ 下 PR 値最低；相對生長速率亦以 25/15℃ 下其 PR 値最高，30/20℃ 下最低，由此結果知，低溫處理並不一定會使得雜種優勢降低或消失，但也不會因此而增强，此結果與 McWilliam 和Griffing (1965) 及 Rood 等人 (1985) 的研究結果並不一致。在低、中、高三種溫度下，玉米各性狀雜種優勢的表現程度並不因此而受影響，而主要還是受到親本基因型的控制。

Table 5. Potence ratio for the characteristics in maize hybrid CM7×CM49.

Temperature (℃)	Potence ratio Height	Weight	GA content
25/20	3.6	11.0	12.2
25/15	0.8	4.1	3.7
20/10	0.4	2.3	-1.2

(modified from Rood et al., 1985)

Table 6. Mean potence ratios of a four-parent diallel of maize at three temperature regimes.

Temperature (℃)	Potence ratio Shoot dry weight	Leaf area	Height	Relative growth rate
30/20	24.2	18.4	5.0	2.7
25/15	11.3	14.8	10.8	13.3
20/10	30.5	16.7	6.8	4.7

(modified from Rood et al., 1988)

三、栽植密度

Rutger (1971) 在 37,000、62,000 及 86,000 株/公頃三種栽植密度下，一共利用了 7 個玉米 F_1 組合及它們的自交系親本比較它們的產量，結果如表 7 所示。由表 7 可知，在最低栽植密度下 (37,000 株/公頃)，玉米子實產量 (q/ha) 有最大的雜種優勢百分比 [(F_1 -MP)/MP × 100%]。平均來說，子實產量的雜種優勢的表現隨栽植密度之增加而減少。

Table 7. Effect of population density on the heterosis (%) of grain yield in maize hybrids.

Genotype	Population density (plants/ha)		
	37,000	62,000	86,000
W153R × Pa33	57.5	58.7	61.7
Pa703 × Pa36	138.5	121.0	63.2
A619TRF × MS1334TRF	109.5	83.5	73.1
W64A × A297	95.0	78.8	69.7
NY821 × Pa83	112.1	97.8	107.0
153TRF × A616TRF	96.7	79.3	78.0
W64A × A619	120.0	111.8	102.0

Heterosis (%)=(F_1-MP)/MP × 100% (modified from Rutger, 1971).

Huang 等人 (1991) 利用 B64、CUF-4-1、H-11-12-1-1 和 T6252等 4 個玉米自交系及其交配所得之全互交 12 個 F_1 組合爲材料，在 36,000、50,000 及69,400 株/公頃 (即 80×35，80×25，80×18 cm 之行株距) 三種栽植密度下，探討玉米雜種優勢 (F_1 -MP) 的表現。其結果如表 8 所示，由表 8 顯示，玉米各農藝性狀在三種栽植密度下都有顯著的雜種優勢值，其中以果穗重 (kg /4.8 m^2) 和子實重 (kg/4.8m^2) 有最大的雜種優勢百分比，而且雜種優勢隨栽植密度的增加而上升，在 69,400 株/公頃的密度下雜種優勢最大。其他農藝性形之雜種優勢的表現亦呈現類似的趨勢。

爲期望更深入瞭解栽植密度對玉米雜種優勢之影響，黃等人 (1993 未發表) 又利用了 4 個自交系 ICAL221、ICAL210、TA2598 及 Hi31 (均由臺灣省農業試驗所提供) 及它們的組合 ICAL221 × TA2598 和 ICAL210 × Hi31 (即臺農 1 號) 的 F_1、F_2 世代爲材料，在 31,250、62,500 及 104,160 株/公頃之栽植密度下，進行各農藝性狀雜種優勢百分比之估算(雜種優勢百分比=2(F_1 -F_2 /F_1 × 100 %)。現僅以子實產量 (g/4.8 m) 爲例，說明栽植密度對雜種優勢的影響，其結果如表 9 所示，由表 9 可知，ICAL221 × TA2598 之雜種優勢平均比 ICAL210 × Hi31 來得大，在 31,250 株/公頃的密度下，其子實產量的雜種優勢的表現最優 (90.4%)，隨栽植密度之增加雜種優勢的百分比隨之下降， 至 104,160

Table 8. Effect of planting density on mid-parent (MP) and heterosis (H) of nine agronomic traits.

Trait	Planting density	MP	H value	H absolute%
Plant height (cm)	S1	224.3	43.3**	19
	S2	212.3	46.5**	22
	S3	219.4	41.3**	19
Ear height (cm)	S1	94.1	21.5**	23
	S2	90.8	19.6**	22
	S3	95.4	20.9**	22
Ear length (cm)	S1	11.2	4.5**	40
	S2	11.4	3.8**	34
	S3	11.6	3.7**	32
Ear diameter (cm)	S1	3.8	0.9**	23
	S2	3.8	0.8**	21
	S3	3.7	0.8**	22
Cob diameter (cm)	S1	2.5	0.4**	15
	S2	2.6	0.3**	11
	S3	2.6	0.3**	11
No. of rows	S1	14.3	1.1**	8
	S2	14.0	1.1**	8
	S3	14.1	1.5**	11
Ear weight (kg/4.8 m^2)	S1	1.36	2.22**	163
	S2	1.27	1.90**	150
	S3	1.35	1.87**	139
Grain weight (kg/4.8m^2)	S1	1.04	1.91**	184
	S2	0.95	1.64**	172
	S3	1.02	1.67**	164
1000-kernel weight (g)	S1	195.7	72.3**	37
	S2	193.3	66.4**	34
	S3	199.4	51.8**	26

**:Heterosis significant with P=.01. S1, S2 and S3 is 69,400, 50,000 and 36,000 plants/ha, respectively (Huang et al., 1991)

株/公頃時，雜種優勢百分比為 66.4% 。

而 ICAL210×Hi31 的組合在 62,500 株/公頃的栽植密度下，其子實產量的雜種優勢百分比與 31,250 株/公頃下的雜種優勢相近 (40% 左右)，但至 104,160 株/公頃密度時，雜種優勢下降至 20% 。此試驗結果與先前 Huang 等人 (1991) 的結果不一致，此可能估算雜種優勢百分比時所利用之公式或利用之玉米基因型不同而有造成差異。不過要注意的是不論 ICAL221×TA2598 或 ICAL210×Hi31，其絕對的子實產量均隨栽植密度之升高而增加。

Table 9. Effect of population density on the heterosis of grain yield (g/4.8 m^2) in two maize hybrids.

Genotype	S1*		S2		S3	
	$\overline{X}$	SE	$\overline{X}$	SE	$\overline{X}$	SE
A1**	868	69	1701	165	1855	168
A2	1452	99	2208	110	2745	135
AF1	2460	120	3390	171	4620	251
AF2	1347	53	2184	99	3085	206
H	90.4		71.1		66.4	
B1	1327	55	2286	77	2350	118
B2	999	43	1773	75	1935	84
BF1	2305	118	3036	143	3170	161
BF2	1842	59	2400	111	2850	126
H	40.1		41.9		20.2	

* S1: 31,250 plants/ha, S2:62,500 plants/ha, S3: 104,160 plants/ha 。

**A1: ICAL221, A2: TA2598, AF1: F1(A1×A2), AF2: F2(A1×A2)

B1: ICAL210, B2: HI31, BF1: F1(B1×B2), BF2: F2(B1×B2)

$H=2(F_1-F_2)/F_1 \times 100\%$.

四、氮肥

Ulger 和 Becker (1989) 利用與上述年度比較試中相同的材料進行氮肥之處理，有效氮之施用量分別為 80 、160、240 kg/ha；分析各農藝性狀之雜種優勢結果如表 10 所示，依表 10 可知，除蛋白質含量 (%) 呈顯著的負向雜種優勢外，其他性狀都有顯著的正向雜種優勢的表現，而其中以子實產量 (q/ha) 的雜種優勢最大。平均來說，當氮肥施用量較低時 (80-160 kg/ha)，雜種優勢方能表現的最大。

而 Huang 等人 (1991) 利用 4 個玉米自交系及其交配所得之完全全互交共 16 種基因型為材料，自交系親本同前述栽植密度試驗

所利用者。在 160 kg/ha 及 240 kg/ha 二種氮肥施用量下，估算不同農藝性狀之雜種優勢 (F_1-MP) 之表現，結果如表 11 所示，由表 11 知，除果穗重 (kg/4.8m²) 及子實重 (kg/4.8 m) 在 160 kg/ha 的氮肥下比在 240 kg/ha 的氮肥用量下有較高的雜種優勢外，其餘各性狀在上述 2 種氮肥施用量下雜種優勢的表現沒有太大的差異。

黃等人 (1994，未發表) 更進一步探討氮肥對玉米子實產量及其構成要素雜種優勢 (F_1-MP) 的影響，利用台灣省農業試驗所提供之 ICAL210、Hi26 及 Hi31 等 3 個自交系及 ICAL210×Hi26、ICAL210×Hi31 (即臺農1號) 兩個 F1 組合，在 25、150 及 300 kg/ha 有效氮施用量下，於 1993 秋及 1994 春兩作在臺北市臺大農業試驗場進行試驗，初步所得子實產量之結果列於表 12，由表 12 知，不論期作，ICAL210×Hi31 的子實產量(g/plant) 隨氮肥施用量之提高而增加，其雜種優勢亦隨氮肥施用量增加而上升，而 ICAL 210×Hi26 子實產量雜種優勢之表現卻隨氮肥施用量之增加而下降，其絕對子實產量與雜種優勢之表現呈相同之趨勢。其他如果穗重 (g/ear)、百粒重、每穗子實數、每穗子實行數及生物量 (g/plant) 等性狀，在上述 2 個組合中，分別與其子實產量對氮肥施用量有相同的趨勢。而不論 F_1 組合，莖桿重 (g/plant)、果穗長、子實深度等性狀在氮肥施用量增加後，其雜種優勢有下降的趨勢 (資料未列出)。又經複迴歸分析，發現影響子實產最重要的產量構成要素依次爲每穗子實數及百粒重 (資料未列出)，此結果大致與 Leng (1954) 的發現相近。

Table 10. Influence of nitrogen treatment on average parental performance (P) and on heterosis (F_1 -P)

Character	Nitrogen treatment (kg/ha)	1983			1983		
		P	Heterosis		P	Heterosis	
			Abs.	%		Abs.	%
Plant height (cm)	80	117.19	66.26**	57	92.03	98.13**	107
	160	128.89	60.69**	47	94.73	104.33**	110
	240	131.72	61.36**	47	99.86	100.25**	100
Leaf area index	80	1.64	1.51**	92	1.31	1.78**	136
	160	1.77	1.57**	89	1.40	1.76**	126
	240	1.93	1.47**	76	1.49	1.72**	116
Grain yield (q/ha)	80	28.24	33.57**	119	7.16	46.63**	651
	160	31.69	34.80**	110	6.23	50.17**	805
	240	33.82	36.47**	108	6.82	51.96**	762
Protein content (%)	80	11.81	-2.12**	-18	13.23	-2.43**	-18
	160	12.29	-1.59**	-13	13.51	-2.27**	-17
	240	12.62	-1.37**	-11	13.55	-2.10**	-15
Root dry matter (g)	80	0.77	0.42**	54	-	-	-
	240	0.95	0.89**	93	-	-	-

**Heterosis significant with P=0.01 (Ulger & Becker 1989)

Table 11. Effect of nitrogen rate on mid-parent performance (MP) and heterosis (H) of nine agronomic rates.

Trait	Nitrogen rate	MP	H	
			value	absolute%
Plant height (cm)	N1	221.8	39.0**	18
	N2	215.6	48.4**	22
Ear height (cm)	N1	94.6	20.7**	22
	N2	92.3	20.7**	22
Ear length (cm)	N1	11.5	4.1**	36
	N2	11.3	3.9**	35
Ear diameter (cm)	N1	3.8	0.8**	22
	N2	3.7	0.8**	23
Cob diameter (cm)	N1	2.6	0.3**	12
	N2	2.5	0.3**	13
No. of rows	N1	14.2	1.3**	9
	N2	14.1	1.2**	9
Ear weight (kg/4.8m^2)	N1	1.34	2.09**	155
	N2	1.30	1.90**	146
Grain weight (kg/48m^2)	N1	1.02	1.83**	180
	N2	0.99	1.65**	166
1000 kernel weight(g)	N1	1.98	67.0**	34
	N2	1.94	58.9**	31

**：Heterosis significant with P=.01. N1 and N2 is 160kg and 240kg/ha respectively. (Huang et al 1991)

Table 12. Effect of nitrogen rate on the heterosis of grain yield (g/plant) in two maize hybrids.

Season		Genotype*	Nitrogen rate (kg/ha)			LSD
			25	150	300	
Fall 1993	1	A	38.7e#	54.2cde	65.4bcd	16.70
		B	50.3de	80.6b	70.0bc	
		B×A	99.7a	109.6a	99.0a	
		H1 **	124.04	62.61	46.23	
	2	B	62.5cd	77.9bc	78.5bc	22.12
		C	31.7e	54.9d	52.7de	
		B×C	86.2b	118.1a	128.0a	
		H2	83.01	77.86	95.12	
Spring 1994	1	A	61.3cd	64.6c	43.2d	20.88
		B	59.8cd	59.6cd	53.8cd	
		B×A	96.7b	124.3d	104.1ab	
		H1	59.70	100.16	114.64	
	2	B	59.8c	59.6c	53.8cd	19.55
		C	39.3d	47.2cd	38.2d	
		B×C	90.7b	126.6a	140.5a	
		H2	83.05	137.08	205.43	
Overall mean	1	A	50.0d	59.3cd	54.3d	12.85
		B	55.0d	70.0c	61.9cd	
		B×A	98.1b	116.9a	101.5b	
		H1	86.86	80.82	74.70	
	2	B	61.1cd	68.7c	66.1c	14.19
		C	35.3f	51.0de	45.2ef	
		B×C	88.4b	122.3a	134.2a	
		H2	83.40	104.34	141.15	

*A:HI26, B:ICAL210, C:HI31.

**H1: heterosis of ICAL210×HI26 (BxA), H2: heterosis of ICAL210× HI31 (B×C).

Heterosis (%)=(F_1-MP)/MPx100%

討　　論

在生理基礎上，玉米雜種優勢的表現一直沒有定論，基本上有兩個假說闡釋雜種優勢，其一爲酵素的多型性 (enzymic polymorphism)(Schwartz 和 Laughner, 1969)，其二爲基因組間 (或胞器間) 的互補 (intergenomic complementation)，例如粒腺體、葉綠體或細胞核間的交感 (Srivastava, 1983)。這兩種假說都認爲當雜種的代謝歧異度 (metabolic diversity) 增加時，它們對環境適應的能力就加大，如此雜種優勢就能表現。也就是說，雜種在不良環境下，它的表現會比其親本好，並且可能可以加以預測。如 McWilliam 和 Griffing (1965) 的溫度試驗結果顯示，當溫度上升或降低 (比適當溫度 optimum temperature 高或低)，玉米雜種優勢的表現就增加，Huang 等人 (1991) 的試驗結果顯示高密度栽植下 (69,400 株/公頃) 玉米有最大的雜種優勢；Ulger 和 Becker (1989) 發現生育環境差的年度中，玉米的雜種優勢表現較佳，他們同時也發現低氮肥施用量 (80-160 kg/ha) 下的雜種優勢較高，這些試驗結果符合了上述的推論。但 Rood 等人 (1988) 的試驗結果發現環境因素 (溫度) 的改變對玉米雜種優勢的大小沒有影響，他們認爲 F_1 的表現並不是由於對環境逆境的忍受力較大之故，而是可能與其親本的適應性有關；Rutger (1971) 和 Huang 等人 (1993，未發表) 的栽植密度試驗均顯示玉米雜種優勢在低栽植密度下有較佳的表現。而 Huang 等人 (1994，未發表) 之試驗資料顯示，不同雜交組合之玉米 F_1 對氮肥的反應有截然不同的趨勢，一是當氮肥施用量增加，F_1 的產量亦隨之繼續增加，即所謂的 high-fertility hybrid，一是當氮肥施用量增加，但 F_1 的產量增加至某一階段後不再增加，此即爲所謂的 low-fertility hybrid，因此在估算雜種優勢 (如產量性狀) 就可能因基因型之不同而所得之結果就有不同了。此與 Rood 等人 (1988) 的結論頗爲符合，因此欲瞭解玉米各農藝性狀在不同環境下其雜種優勢的反應，可能因使用之材料不同而有所差異，無法一概而論，而必須針對某一基因型的反應來討論，在此情形下，F_1 雜種之表現亦必須經過實際的評估後方能確知，無法於事前加以預測或調控了。有關的問題，需更進一步的加以探討。

誌　　謝

有關本研究室近年來在栽植密度及氮肥施用量對玉米雜種優勢的影響之研究上承行政院農業委員會經費補助 [82 科技-2.1-糧-33(3-2)，83 科技-2.1-糧-11(3-2)]，特此致謝。

引用文獻

1.Cardwell, V. B. 1982. Fifty years of Minnesota corn production: Sources of yield increase. Agron. J. 74:984-990.

2. Huang, Y. C., Y. M. Pong, and M. T. Tseng. 1991. Effect of nitrogen rate and planting density on the degree ofheterosis in maize. Chinese Agron. J. 1:115-130.

3. Leng, E. R. 1954. Effect of Heterosis on the major components of grain yield in corn. Agron. J. 46:502-506.

4. McWilliam, J. R. and B. Griffing. 1965. Temperature-dependent heterosis in maize. Aust. J. Biol.Sci. 18:569-583.

5. Rood, S. B., D. J. Major, M. D. Jones, and R. P. Pharis. 1985. Low temperature

eliminates heterosis for growth and gibberellin content in maize. Crop Sci. 25:1063-1068.

6.Rood, S. B., R. E. Buzzell, and M. D. MacDonald. 1988. Influence of temperature on heterosis for maize seedlinggrowth. Crop Sci. 28:283-286.

7. Rutger, J. N. 1971. Effect of plant density on yield of inbred lines and simple crosses of maize (*Zea mays* L.). Crop Sci. 11:475-476.

8. Schwartz, D. and W. J. Laughner. 1969. A molecular basis for heterosis. Science 166: 626-627.

9. Sprague, G. F. 1983. Heterosis in maize: theory and practice. In:Heterosis: Reappraisal of Theory and Practice (ed. by Frankel, R.), pp.47-70. Springer -Verlag, New York.

10. Srivastava, H. K. 1983. Heterosis and intergenomic complementation: mitochondria, chloroplast, and nucleus. InHeterosis: Reappraisal of theory and practice (ed. by Frankel, R.). pp.260-286. Springer-Verlag, New York.

11. Ulger, A. C. and H. C. Becker. 1989. Influence of year and nitrogen treatment on the degree of heterosis inmaize. Maydica 34: 163-170.

Influence of Environments on the Degree of Heterosis in Maize

Yih-Ching Huang, Mei-Tsang Tseng, and Lau-Chi Wang

Department of Agronomy

National Taiwan University

Taipei, Taiwan

This report reviews the studies of the effect of years, temperature, population density and nitrogen rate on the degree of heterosis in maize. Both of other researchers' and our results indicate that the degree of heterosis varies greatly with the genotypes of the F hybrids used in these experiments. Consequently, it is difficult to predict and manipulate the expression of the heterosis by controlling the external environmental factors. The hypothesis of buffering capacity resulted from overdominance to unfavorable growth conditions is also discussed.

Keywords:Maize, Heterosis, Years, Temperature, Population density, Nitrogen rate.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所特刊第49號(1995)

淹水對玉米生長和發育的影響

蔡秀隆[1] 朱德民[2]

[1] 國立屏東技術學院農園系

[2] 國立中興大學農藝學研究所

摘　要

本省年雨量雖然充沛，但分佈不均匀，易造成水災濕害。玉米雖爲耐濕性的作物，但是三天以上淹水，亦會造成傷害。在整個玉米生長期中，以種子發芽期對淹水濕害最敏感，其次是營養生長期V3至V5期，生殖生長期若遇淹水不發生倒伏，則傷害不大。淹水濕害造成產量減少，品質變劣。產量減少主要由於每穗子粒數的減少，粒重影響較少；主要原因是植株本身之光合產物供源潛勢（source potential）及積儲潛勢（sink potential）均因淹水而受到限制。

玉米幼苗期遭受淹水濕害，葉片生長立刻受到明顯的限制，老葉發生黃化，光合能力減退。此時幼苗有二種根系，種子根發生腐爛，不定根生長受抑制，但是淹水卻促進莖部較上節位不定根的萌發及生長，此種不定根具有通氣組織（aerenchyma）有利於植株耐濕性的產生。淹水濕害造成根系生長受抑制，直接影響對養分的吸收，特別是氮素。分析幼苗各部位氮素的濃度，發現地上部莖葉氮素明顯的減少，但根部氮素濃度並不低於對照植株，顯然根部的氮素無法轉運至地上部供給莖葉利用。

淹水不僅限制根部氮素向上轉運，亦改變根部含氮化合物成分，NO_3-N、NO_2-N 及胺基酸有累積增加現象。胺基酸中以 tyrosine 及 alanine 增加最多，而 aspartic acid 卻有減少的現象。分析氮素代謝的酵素活性，證實根部胺基酸含量增加，主要由於自行合成的增加，非由蛋白質分解而來。根部累積多量胺基酸在其生理上必有重要的意義，這種累積現象可能與玉米耐淹性有關。

關鍵語：玉米、淹水、發芽、產量、氮素代謝。

前　言

生長的作物，特別是旱田作物在生長過程中必須要有適當的水份供應，纔能生長良好，過多或過少的水分會影響其生長，輕者抑制生長、發育，重者造成植株的死亡，因此水分在作物生產過程中爲一個相當重要的環境因子。然而自然界中雨水的供

應常非人們所求，往往在某一地區造成自然的災害。本省年雨量在1500-2500 mm，可說是雨量充沛，但可惜降雨分配不均，每年五至九月之間，大雨驟落，在排水不良地區常造成淹水的災害。根據農林廳（1994）指出本省作物遭受自然災害以淹水最爲嚴重，1993 年全省農業災害面積約3萬5千公頃，其中水害面積占 80％，損失金額高達新臺幣 9 億 5 千多萬元左右。1994年 8 月企連續四個颱風的侵襲，水害之嚴重，更是記憶猶新。

淹水爲害作物最大的原因爲土壤空隙充塞水分，土壤發生缺氧，作物根部無法自土壤中獲得足夠的氧氣，以進行呼吸作用，結果能量產生減少，而間接干擾代謝作用的進行，因而影響作物的生長與發育（朱與蔡，1992）。

本試驗以玉米爲材料，利用盆栽或田間栽培，人工進行淹水處理，以瞭解淹水後對玉米生長發育的影響，特別是對玉米氮素代謝的影響，以做爲玉米栽培或育種之參考。

材料與方法

本試驗採用臺農 351 號等十個玉米品種(系) 爲材料 (詳如表 7)。試驗分爲盆栽及天間兩部份，盆栽試驗係以 1/2000 a Wagner 盆缽進行，使用砂質壤土，混合堆肥及化學肥料，種子播種於盆中，至適當株齡，進行人工淹水處理，淹水深度爲高出土面 2-5 cm，淹水時間長短視試驗目的而定。田間試驗之試區大小爲2.8 × 5 m，株行距 25 × 70 cm，每小區種 4 行，完全區集設計，肥料用量 $N-P_2O_5-K_2O$ 相當於 200-90-90 kg ha^{-1}，栽培管理按本省一般玉米栽培方法實施之；人工淹水處理淹水深度高出土面 5-10 cm，淹水時間長短按試驗目的而定，並以不淹水處理爲對照。

依試驗目的調查農藝性狀，項目包括發芽率、發芽活力、幼苗乾重、子粒產量、一穗粒數及百粒重、幼苗葉長、根長、根重等，並計算光合產物始源潛勢(source potential) 及積儲潛勢 (sink potential)(盧，1985；Zeevaart, 1979)。生理性狀包括葉綠素含量、氮磷鉀含量 (Yoshida et al., 1972）及幾種重要酵素活性：phosphoenolpyruvate carboxylase (Nakamoto et al., 1983)、nitrate reductase、glutamate synthase、glutamine synthetase、glutamate dehydrogenase 等 (Oaks et al., 1980）。

在資料分析方面，所有之試驗資料進行變方分析，達顯著水準再以 LSD 進行平均值顯著性測驗。

結果與討論

一、玉米整個生育期間對淹水濕害的敏感性

玉米如同其他作物，在整個生育期間，不同的發育階段對淹水濕害的反應並不相同。將玉米生育期粗分爲三個階段，即發芽期、營養生長期及生殖生長期。植株分別以盆栽及田間栽培進行人工淹水處理。

試驗結果發現發芽時期對淹水最爲敏感，只要六個小時淹水即明顯抑制種子發芽（表 1），淹水 72 小時則完全抑制發芽，其次爲營養生長期三葉期至五葉期（V3-V5），人工淹水五天，產量減少 30-37% 左右（表 2），淹水時間愈長，產量的減少也愈多，並且春作較秋作嚴重。玉米在生殖生長期遭受淹水，若不發生植株倒伏，一般對產量的減少影響不大。

淹水造成產量構成成分減少主要的原因是每穗子粒數目的減少，百粒重影響較小（表 2）。進一步分析產量減少原因是光合

Table 1. Effect of flooding duration on corn seed germination of cv. TNG351 (germination temperature 30/25℃)

Flooding duration (hr)	Germination rate (%)	Germination vigor (%)	Seedling dry weight (mg)
Control	98.3 a*	98.3 a	74.6 a
6	56.7 b	25.0 b	77.3 a
12	30.0 c	0.0 c	46.7 b
24	16.7 d	1.7 c	20.0 c
48	8.3 d	0.0 c	0.0 c
72	0.0 c	0.0 c	0.0 c

* Values followed by the same letter in each colum are not significantly different at 0.05 level by LSD.

Table 2. Effect of a 5-day flooding treatment excuted at various growth stage on the grain yield of corn cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1991)

Flooding stage	Grain yield ($g\ pl^{-1}$)	Kernel number per ear	100-kernel weight (g)
Control	122.4	501.6	19.9
V1	90.5	387.7	19.3
V3	78.0	312.4	20.9
V5	86.3	338.9	20.9
V8	102.9	407.4	20.8
R0	110.9	507.5	18.1
R1	106.5	463.6	18.6
R3	123.1	506.4	20.1
$LSD_{0.05}$	12.7	70.4	2.5

V1: First leaf stage; V3: Third leaf stage ; V5: Fifth leaf stage; V8: Eighth leaf stage; R0: Ear formation stage; R1: Silking stage ; R3: 24 days after silking.

產物供給－即供源潛勢（source potential）受到限制，而子粒本身積存光合產物的能力－即積儲潛勢（sink potential）亦受到限制，前者包括葉面積（leaf area , LA）及葉面積持續期（leaf area duration, LAD)，後者包括子粒充實速率（kernel filling rate, KFR）及子粒有效充實期（kernel effective filling duration, KEFD），都受到影響（表 3）以致造成產量的下降。

Table 3. Effect of a 5-day flooding treatment excuted at various growth stage on the source and sink potential of corn cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1991)

	Flooding stage		
Parameter	Control	V3	V8
Source			
LA (m^2 pl^{-1})	0.52 a	0.41 b	0.50 a
LAD (m^2 day^{-1} pl^{-1})	7.45 a	6.24 b	7.61 a
NAR (g m^{-2} day^{-1})	7.76 b	3.96 c	9.84 a
CGR (g pl^{-1} day^{-1})	2.41 b	1.03 c	3.12 a
Potential	57.8 b	24.7 c	74.8 a
Sink			
KFR (g pl^{-1} day^{-1})	5.02 a	4.28 b	5.06 a
KEFD (day)	19.9 a	14.9 b	16.6 b
Potential	99.9 a	63.7 c	84.0 b
Partitioning factor	2.1 b	4.2 a	1.6 c

* Values followed by the same letter in each row are not significantly different at 0.05 level by LSD.

玉米被認爲是耐淹性作物之一，特別是臺農 351 號經淹水試驗被認爲是耐淹性品種之一(高，1984)，但是種子發芽對淹水亦表現十分敏感。Fausey and McDonald (1985) 也發現玉米雜交種較自交系不耐淹水，以 48 小時人工淹水明顯抑制種子發芽。在整個玉米生育期間，發芽期對淹水最敏感可能是種子由休眠狀態進入代謝狀態，這種生理轉變型期之間對外界環境的要求特別高。

作物的產量本身受三個因子的控制，即光合產物供源潛勢，積儲潛勢及分配係數大小。一般作物在遭受逆境時，對光合產物分配影響較小，而影響較大爲光合產物供源潛勢。作物供源潛勢受葉面積大小及單位面積光合作用速率的控制。在玉米幼苗期中，葉面積大小和葉面積持續期都減少，NAR（net assimilation rate）及 CGR（crop growth rate）減少更是明顯。吳 (1986) 也指出玉米在齊膝期經一天淹水處理即可抑制 CGR，淹水五天，CGR 減少幾達一半，可見玉米

CGR 對於人工淹水相當敏感。

人工淹水亦明顯降低子粒充實速率及子粒有效充實期，結果子粒積儲潛勢亦下降。吳 (1986) 同樣地發現玉米在齊膝期人工淹水一天即明顯降低子粒充實速率，淹水五天以上，子粒充實速率減少達 50% 以上，氏認爲人工淹水對子粒充實期影響不大。在本試驗中，充實速率及充實期均受到影響，尤其是在本省春作子粒充實時期，氣溫己上升，縮短五天，對產量影響不可謂之不大。

二、玉米幼苗對淹水的反應

由於玉米 V3-V5 期對淹水特別敏感，因此選擇四葉期的玉米幼苗爲材料，砂耕盆栽，進行人工淹水試驗。無論是地上部莖葉及地下部根系生長均受到明顯的抑制（圖 1）。此時第六、七枚葉片正在伸展（expanding）受到抑制最爲明顯（圖 2），老葉則發生黃化、捲縮的現象，葉片的葉綠素含量、光合作用用酵素活性及呼吸作用均有減少的現象（表 4）。

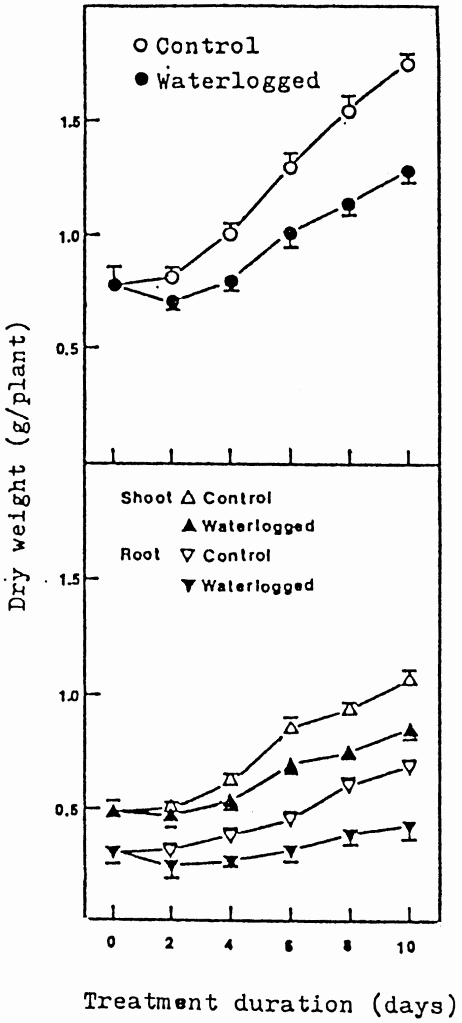

Fig. 1. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage (V4) on the plant growth of corn seedling.

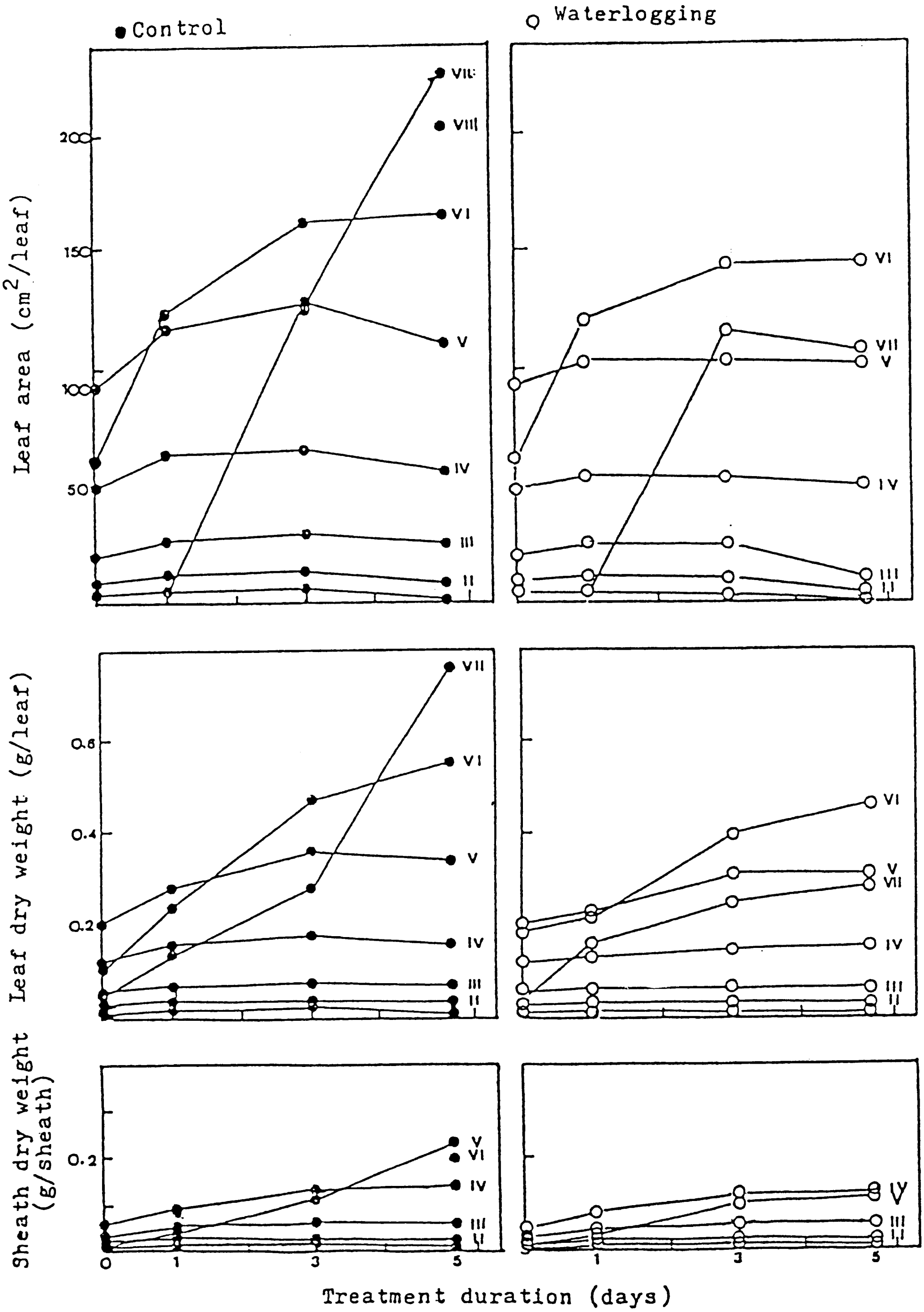

Fig. 2. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage on the shoot growth of corn seedling. Numbers I through VIII indicate leaves at different node positions counted from bottom.

Table 4. Effect of flooding treatment at V4 stage on the soluble protein content, chlorophyll and PEPCase activity in the 4th leaf of corn seedling (cv. TNG 351)

	Treatment duration (day)			
	3		5	
Characteristic	Control	Flooding	Control	Flooding
Soluble protein (mg g^{-1}FW)	26.4	23.6	29.1	23.1
Chlorophyll (mg g^{-1}FW)	0.98	0.83	1.15	0.80
PEPCase (μ mol mg^{-1}chl hr^{-1})	802.5	303.1	813.5	472.1

* Significantly different at the treatment duration within one characteristic at p=0.05.

與地上部相比較，玉米幼苗根部生長受抑制的程度大於地上部。四葉期的玉米幼苗有二種形式的幼根，一爲種子根（seminal root），一爲不定根（adventitious root）。經過三天以上人工淹水處理，種子根發生腐爛，不定根生長受到明顯的抑制，但是淹水卻能引誘較高節位不定根的形成（圖 3），這些根具有通氣組織（aerenchyma）（圖 4），有助於玉米在長期淹水下適應性的產生。

一般作物正在伸展葉片的生長對環境相當敏感，玉米幼苗四葉期第六、七葉片正在伸展。本試驗雖然沒有測定葉片水分潛勢（water potential），但是測定葉片 proline 含量發現有累積的情形，此種現象意味著玉米幼苗遭受人工淹水處理，可能發生缺水（water deficiency），因此葉片伸展受到明顯的抑制，是否意味著因淹水處理而造成葉片發生缺水而限制其生長。Wenkert et al. (1981)指出玉米葉片生長速率對淹水濕害的反應比其他葉片生理性狀反應敏感。老葉的黃化，可能是人工淹水時，氮素吸收受到抑制所引起的。

田間淹水濕害的發生最先影響爲根的生長，然後再間接影響地上部的生長發育。在四葉期玉米，根有二種，一爲種子根，一爲不定根，人工淹水後，種子根所受到的傷害特別嚴重，幾天淹水，種子根發生腐爛，幾乎失去根的作用，不定根生長亦受到限制，但是能刺激更多不定根在較高節位形成，這種新形成的根有通氣組織，有助於地上部氧氣向根部輸送，此種說法前後經許多學者證實（Drewet al., 1979；Kawase, 1981）。Yu et al. (1969) 也曾指出增加不定根數目及通氣組織是玉米在淹水下能生存的條件之一，此也說明玉米較其他旱田作物耐濕的原因之一。

三、淹水對玉米植株氮素吸收的影響

由於玉米幼苗在淹水處理後，根部生長受到抑制，根系活力降低。許多報告均指出其對養分的吸收亦受到相當的限制，特別是氮素（吳，1986；鄭，1987；Singh and Ghildyal, 1980）。Sieben (1964) 指在淹水下，玉米產量的減少最主要的原因是由於氮素的缺少。Wenkert et al. (1981) 也指出受到

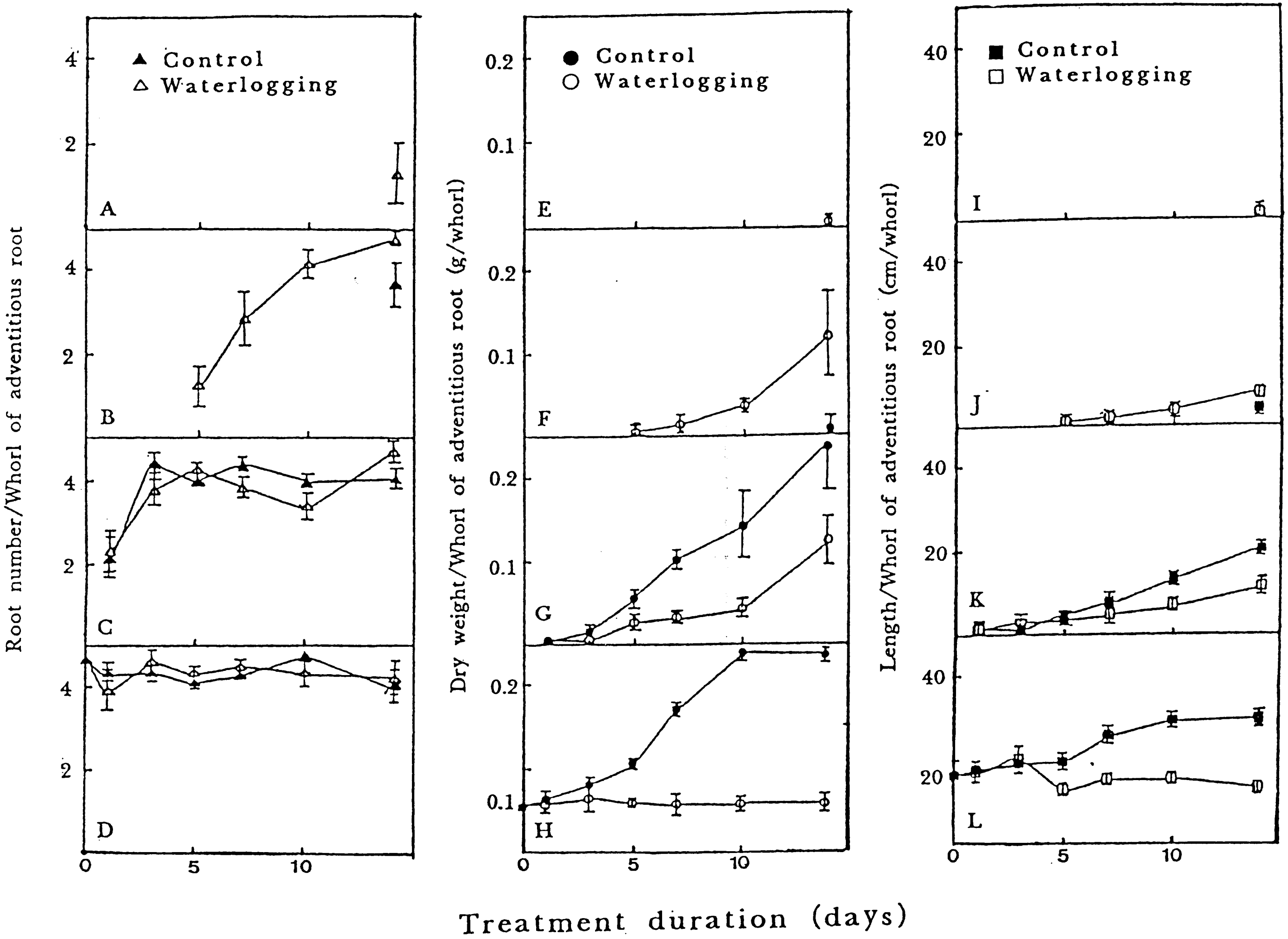

Fig. 3. Effect of flooding treatment at 4-leaf stage on the adventitious root growth of corn seedling. (A,E,I: 4th whorl adventitious roots. B,F,J: 3rd whorl adventitious roots. C,G, K: 2nd whorl adventitious roots. D,H,L: 1st whorl adventitious roots. Counted from bottom)

淹水濕害的玉米幼苗葉片黃化，主要是缺乏氮素所造成的，由此可見玉米幼苗遭受人工淹水後會明顯影響礦物元素的吸收，特別是氮素。

玉米遭受淹水濕害造成植株缺乏氮素有幾種可能：(i) 淹水濕害下減少根部對氮素的吸收，(ii) 淹水造成土壤中氮素流失與脫氮的損失，(iii) 淹水增加氮素被固定於土中。

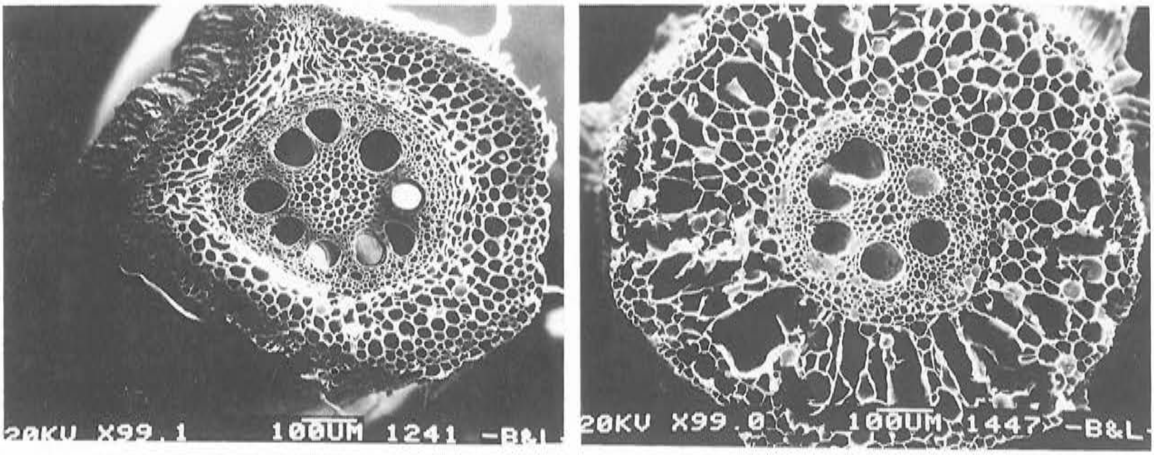

Fig. 4. Scanning electron microscopy of the adventitious root of corn seedling subjected to flooding treatment.(upper photo: flooded, bottom photo: control)

Table 5. Effect of a 5-day flooding treatment executed at V4 stage on the recovery percentage of ^{15}N-ammonium sulfate supplied to corn plant of cv. TNG 351 (pot experiment, spring crop of 1989)

Treatment	Recovered in soil (%)	Recovered in plant (%)	Not recovered (%)
Control	11	42-46	43-47
Flooding	11	31-36	53-58

本試驗利用 ^{15}N 標示的 $(NH_4)_2SO_4$ 施用土壤中來探討氮肥的動向。在生長正常玉米盆中所施下的氮肥有 11% 左右被留存在土壤中，42-46% 的氮肥被玉米植株所吸收，其餘 43-47% 則無法回收，大多爲脫氮及滲漏損失（表 5）。當玉米遭受淹水濕害後，一生長季所施下氮肥仍然有 11% 留存在土壤中，被植物吸收的比例降低爲 31 -36% ，剩

下53-58% 左右的氮吧爲脫氮及滲漏損失，顯然淹水濕害可以增加土壤中氮素脫氮及滲漏，也減少植物根部對氮素的吸收。Wenkert et al. (1981) 曾試驗發現 NO_3-N 在土壤中很容易滲漏，在淹水狀況下更易發生脫氮作用。Kai and Wada (1979) 也指出淹水土壤，NH_4-N 在土壤中固定作用增加。本試驗施用銨態氮－硫酸銨後也明顯發現在淹水下滲漏及脫氮的比例增加，相對地根部吸收量減少。根部吸收減少，一方面由於氮素供應減少，最主要原因是根部吸收能力降低。

四、淹水對玉米幼苗根系氮素轉運的影響

分析遭受淹水濕害的玉米幼苗植株含氮濃度，均明顯的減少（表6），再仔細分析地上部莖葉及根部含氮濃度，均發現地上部莖葉氮素濃度顯著地低於對照植株，但是根部氮素濃度並未低於對照植株，這種變化不僅發現在臺農351號，甚至其他品種（系）中均有一致的反應（表7）。此種現象可能是由於根部所吸收氮素因缺乏能量而抑制其往地上部轉運，以致氮素在根部累積。

Table 6. Effect of flooding treatment at V4 stage on the concentration (%) of N, P, K elements in the whole corn seedling (cv. TNG 351)

Element element	Treatment duration (day) 1		3		5	
	Control	Flooding	Control	Flooding	Control	Flooding
N	2. 70	2. 67	2. 37	2. 08	2. 12	1. 86
P	0. 30	0. 32	0. 26	0. 30	0. 23	0. 32
K	7. 60	7. 11	6. 53	6. 07	5. 75	5. 43

Table 7. Effect of a 5-day flooding treatment at V4 stage on nitrogen concentration (%) in leaf and root of ten corn genotypes (pot experiment, fall crop of 1988)

Genotype	Leaf Control	Leaf Flooding	Root Control	Root Flooding
ΓNG351	2. 36	1. 72	1. 57	1. 67
TA2598	2. 77*	1. 89	1. 67	1. 84
TA1410	2. 39	2. 07	1. 76	1. 78
TN11	2. 35*	1. 61	1. 65	1. 73
TN5	2. 48	1. 77	1. 66	1. 75
H95P	2. 74*	1. 76	1. 92	1. 90
H95	2. 29	1. 81	1. 61	1. 69
85S1	2. 30	1. 94	1. 69	2. 02*
85S4	2. 35*	1. 72	1. 46	1. 81*
85S9	2. 43*	1. 80	1. 46	1. 65

*Significantly different at p=0.05.

根部的轉運能力可由木質部溢出液（xylem exudate）變化來證明，玉米幼苗淹水一天，木質液溢出率降低50% 左右，淹水三天木質液溢出率降低70% 左右（圖5），明顯地說明淹水濕害抑制根部往地上部轉運能力。

淹水濕害除了抑制根系氮素轉運能力外，亦改變根部含氮化合物。根部含氮化合物中以 nitrate-N 爲主，淹水一天後，根部木質液的 nitrate-N、nitrite-N與 amide-N 含量都明顯的增加，尤其是 nitrite-N，淹水五天，仍維持相當高的含量（表8）。

Table 8. Changes in the content of nitrogen compounds in root exudate of corn cv. TNG 351 plants under a 5-day flooding (growth chamber, 1989)

Nitrogen	Days of flooding			
	0	1	3	5
	------ μ g g^{-1}gexudate ------			
Ammonium-N				
Control	3.3	0.0	0.0	0.0
Flooding	3.3	0.0	0.0	0.0
Amide-N				
Control	15.0	16.2	11.6	15.9
Flooding	15.0	22.1*	11.3	19.2
Nitrite-N				
Control	31.7	31.5	21.5	15.9
Flooding	31.7	85.7*	47.1*	44.7*
Nitrate-N				
Control	134.2	108.1	93.4	73.2
Flooding	134.2	282.3*	97.9	69.3

* Significantly different at the treatment level within one nitrogen compound at p=0.05.

根部木質液中另一重要含氮化合物是胺基酸，由圖6可知，淹水一天，根部 木質液中胺基酸含量顯著提高三倍以上，爾後下降，但至淹水五天，其含量仍然比對照植株高2倍。

由上述試驗資料可知，淹水逆境不但抑制根部轉運能力，也改變根部木質液中含氮化合物的含量。這種的改變反應出淹水濕害造成了玉米幼苗根部氮素代謝發生了明顯的變化。

進一步分析所累積的胺基酸，發現以 tyrosine 及 alanine 的含量增加最多，其次是 asparagine、lysine 及 serine；相反地 aspartic acid 明顯的減少，arginine、methionine、tryptophan 及 ornithine 也都有減少的現象。Proline與 γ-aminobutyric acid 只有

在淹水濕害較嚴重時才會增加（資料未列）。在淹水下，作物根部胺基酸累積或含量的增加是相當普通的現象，雖然不同物種不同的胺基酸變化並不完全相同；例如Lambers (1978) 指出 *Senecio aquaticus* 在淹水下，alanine 含量沒有明顯的改變，serine 與 glycine 則顯著減少，但是 glutamic acid 及 aspartic acid 含量卻顯著增加。

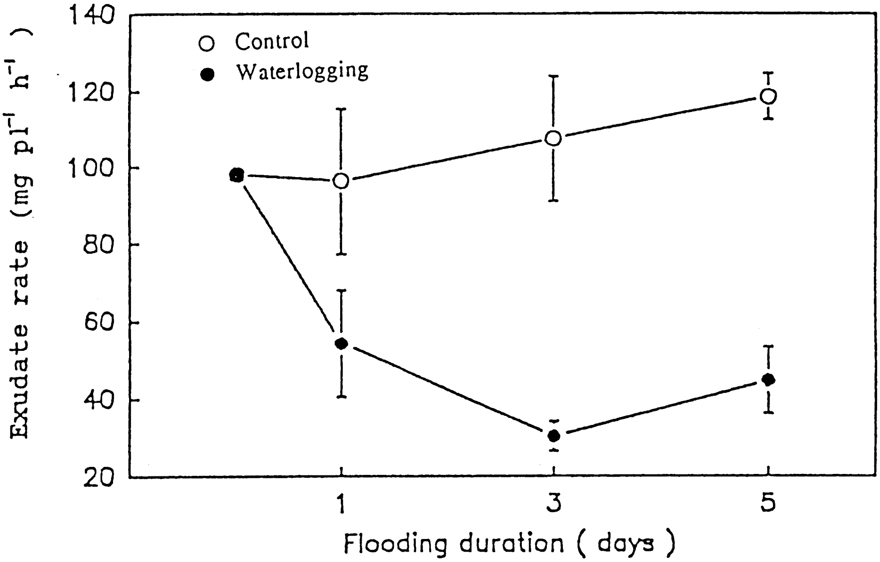

Fig. 5. Changes in the root exudate rate of corn seedlings exposed to flooding.

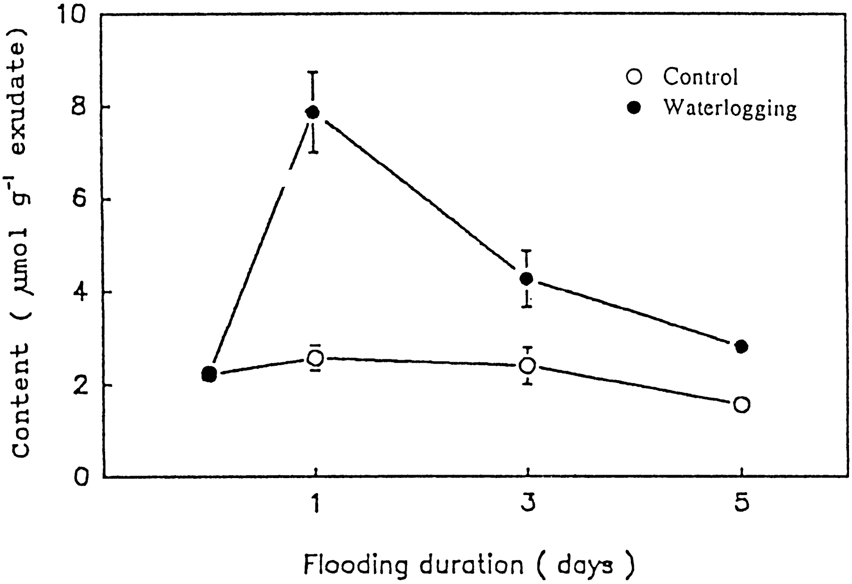

Fig. 6. Changes in the free amino acids content of root exudate of corn seedling exposed to flooding.

在淹水下，根部木質液胺基酸含量增加，有以下幾種可能：(i) 根部與地上部蛋白質合成減少，胺基酸的利用減少而累積，(ii) 根部蛋白質分解增加，(iii)根部胺基酸的合成增加。許多報告（Brambilla et al., 1986；Menegus et al.,1984；Mocguot et al., 1981）指出在淹水逆境下，玉米根部蛋白質合成作用大都受到限制，但是蛋白質分解作用並未增加，可見玉米根部胺基酸的增加，並非由於蛋白質分解而來的。本試驗分析參與氮素代謝的酵素活性，發現 GOGAT及GDH活性都增加（表9），因此推論淹水可以促進根部胺基酸的合成。由於胺基酸合成增加，加上胺基酸被利用在合成蛋白質的作用減少，以致造成胺基酸在根部的累積。

玉米幼苗根部在淹水下，胺基酸累積在其生理上必有其特定意義，這種累積可能與玉米對濕害適應性有關係。Gilchrist and Kosuge (1980) 指出淹水下玉米根部 tyrosine 累積可能是一種減輕中間代謝毒害的路逕之一。Reid et al. (1985)也指出 alanine、proline 及 γ-aminobutyric acid 合成，可作爲細胞代謝緩衝劑，可以消耗多餘 H^+ 以維持細胞質的 pH，以減少在淹水下細胞發生酸化，而產生濕害。

綜合本試驗結果，顯然可知，玉米遭受淹水濕害時，植株形態與生理上產生許多不同的反應，這些反應可視爲玉米植株遭受淹水濕害的癥狀，另外一方面可視爲玉米植株對淹水濕害產生適應性的一種反應。換言之，玉米植株利用形態及生理上的改變來增加對濕害逆境的容忍性，渡過這種逆境，使其繼續生存。因此在逆境下，作物所發生的傷害與容忍性反應二者有時很難區別，也許只是程度上的差別。

Table 9. Changes in various enzyme activity of root of V4 corn cv. TNG 351 seedling suffering from a 5-day flooding treatment (growth chamber, 1990)

Enzyme	Control	Flooding
Glutamine synthetase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	0.70	0.71
Glutamate synthase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	3.7	5.9
Glutamate dehydrogenase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	62	65
Nitrate reductase (μ mol g^{-1}FW h^{-1})	0.75	0.85

誌 謝

本研究承蒙行政院農委會與國科會經費資助，始能順利完成，特表謝意。試驗期間承省農試所、臺南區與高雄區農業改良場協助，部份工作承鄭美淑與王祝仙小姐協助，深表謝忱。

引用文獻

1. 朱德民、蔡秀隆。1992。浸水與玉米生長發育。中華農藝 2:43-56。
2. 吳炳奇。1986。人工浸水對玉米生長與產量的影響。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
3. 高德錚。1984。玉米臺農 351 號耐水性之初步研究。臺中區農業改良場研究彙報 8:75-80。
4. 臺灣省政府農林廳。1994。臺灣農業年報。南投，臺灣。
5. 鄭美淑。1987。人工浸水對玉米幼苗出土及生長的影響。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
6. 盧淑華。1985。不同期作下光合產物供源、積儲和營養要素的分配與玉米產量的關係。國立中興大學糧食作物研究所碩士論文。臺中，臺灣。
7. Brambilla, I., A. Bertani, and R. Reggiani. 1986. Effect of inorganic nitrogen nutrition (ammonium and nitrate) on aerobic and anaerobic metabolism in excised rice roots. J. Plant Physiol. 123:419-428.
8. Drew, M. C., M. B. Jackson, and S. C. Giffard. 1979. Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. Plnata 147:83-88.
9. Fausey, N. R. and M. B. McDonald. 1985. Emergence of inbred and hybrid corn following flooding. Agron. J. 77:51-56.
10. Gilchrist, D. G. and T. Kosuge. 1980. Aromatic amino acid biosynthesis and its regulation. In: B. J. Miflin (ed.). The Biochemistry of Plants. Vol. 5 (B. J. Miflin, ed.). Academic Press, New york.
11. Kai, H. and K. Wada. 1979. Chemical and biological immobilization of nitrogen in paddy soils. In: Nitrogen and Rice. pp.157-174. IRRI, Los Banos, Philippines.
12. Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. Hort. Sci. 16:30-33.
13. Lambers, H., E. Steingrover, and G. Smakman. 1978. The significance of oxygen transport and metabolic adaptations in flood-tolerance in *Senecio* species. Physiol. Plant. 43:277- 281.
14. Menegus, F., I. Brambilla, and A. Bertani. 1984. Nutrient translocation pattern and accumulation of free amino acids in rice coleoptile elongation under anoxia. Physiol. Plant. 61:203-208.
15. Mocquot, B., C. Prat, C. Mouches, and A. Pradet. 1981. Effect of anoxia on energy charge and protein synthesis in rice embryo. Plant Physiol. 68:636-640.
16. Nakamoto, H., M. S. B. Ku, and G. E. Edwards. 1983. Photosynthetic characteristics of C_3- C_4 intermediate *Flaveria* species. II. Kinetic properties of phosphoenolpyruvate carboxylase from C_3, C_4 and C_3- C_4 intermediate species. Plant and

Cell Physiol. 24: 1387-1393.

17.Oaks, A., I. Stulen, K. Jones, M. J. Winspear, S. Misra, and I. L. Boesel. 1980. Enzymes of nitrogen assimilation in maize roots. Planta 148:477-484.

18.Reid, R. J., B. C. Loughman, and R. G. Ratcliffe. 1985. ^{31}P NMR measurements of cytoplasmic pH changes in maize root tips. J. Exp. Bot. 36:889-897.

19.Sieben, W. H. 1964. Effect of drainage conditions on soil-N supply and yield. Landbouwkundig Tijdschrift 76:784-802.

20.Singh, R. and B. P. Ghildyal. 1980. Soil submergence effects on nutrient uptake, growth, and yield of five corn cultivars. Agron. J. 72:737-741.

21.Wenkert, W., N. R. Fausey, and N. D. Watters. 1981. Flooding responses in *Zea mays* L. Plant and Soil 62: 351-366.

22.Yoshida, S., D. A. Forno, J. H. Cock, and K. A. Gomez. 1972. Laboratory manual for physiological studies of rice. 2nd ed. IRRI. Los Banos, Phili- ppines.

23.Yu, P. T., L. H. Stolzy, and J. Letey. 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. Agron. J. 61:844-847.

24.Zeevaart, J. A. D. 1979. Regulation of assimilate partitioning. In: Partitioning of Assimilates. Summary reports of a work-shop at Mich. State Univ., East Lansing, Michigan.

Effects of Flooding on Growth and Development of Corn

Shiow-Long Tsai[1] and Teh-Ming Chu[2]

[1] Department of Plant Industry, National Pingtung Polytechnic Institute, Pingtung, Taiwan, ROC.

[2] Graduate Institute of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.

Abstract

Flooding was frequently occurred due to unevenly distribution of precipitation in Taiwan. Corn plants were more tolerant to flooding stress than other upland crops. Whereas, it was injured as the plants suffer from a 3-day flooding stress. The emergence of corn seed was highly suscep-tible to flooding during growth period, also the early growth stage (third leaf stage to fifth leaf stage) was sensitive to flooding. The damage was diminished as corn plants were entering repro-

ductive stage except plants were lodged.

Corn yield was significantly decreased as the plants subjected to flooding stress, and yield reduction was mainly due to decrease in kernel number per ear. The decrease in yield was closely related to a lower source potential, as well as a lower sink potential.

Leaf growth was restricted, photosynthesis was declined and chlorosis by flooding treatment. While seminal roots was die and decay, adventitious roots growth was inhibited. However, flooding could promote the formation of adventitious roots at the upper nodes. This new formed adventitious roots have aerenchyma that contributed the tolerant to flooding stress.

And it was observed that nitrogen concentration decreased in the leaves, but not in the roots when the plants were subjected to flooding treatment. This means that there may have been a limited translocation of nitrogen out of roots to shoots.

Analyses of enzymes and components corresponding to nitrogen metabolisms showed that both increment of nitrite and free amino acids in the root tissue under flooding condition were expressed significantly. Amino acids accumulation could be due to both reduction of protein synthesis and increase of amino acid synthesis. Accumulation of tyrosine and alanine were expressed more significantly among amino acids in flooded corn roots. Accumulation of amino acids in roots may be play a regulatory role in alleviation of flooding injury.

Key word: Corn, Flooding, Germination, Yield, Nitrogen metabolism.

The Mechanism of Dark-induced Senescence of Detached Maize Leaves

Ching Huei Kao

Department of Agronomy, National Taiwan University,

Taipei, Taiwan, Republic of China

The roles of ethylene, polyamines and peroxidase activity in regulating senescence of detached maize leaves in darkness are reviewed. This represents the summary of the work conductedin our labortory during the past three years. Increase in ethylene sensitivity and in putrescine level were observed to be responsible for senescence of detached maize leaves. However, peroxidase did not play a role in dark-induced senescence of detached maize leaves.

Key words: Ethylene, Leaf senescence, Maize, Peroxidase, Polyamines

Introduction

The most common definition of leaf senescesce refers to the deterioative changes which are natural causes of leaf death (Leopold, 1975). Leaf senescence is an intergal part of leaf development. It is, like other developmental processes, a well organized and regulated process rather than a passive decay of the leaf. Physiologists continue to make progress toward an understanding of senescence regulating mechanisms.

Detached leaves are often used for senescence experiments to facilitate samplings of leaves and uptake of test compounds, as well as to avoid the correlative complexity of the whole plant. When detached leaves are used to study senescence, wounding is always a problem. However, in the case of maize leaves, each long and narrow leaf is cut once transversely, the area of wounding is small.

In this review, we shall be concerned strictly with the senescence of detached maize leaves, and mostly with the work conducted in our laborotory during the past three years.

Role of Ethylene

In recent years ethylene has received inscreasing attention as a potential reglulator of senescence in leaf tissues. The question of whether ethylene is involved in the regulation of leaf senescence has been approached in a number of ways:measurement of ethylene production during senescence, treatment of leaf tissue with precursor or inhibitiors of ethylene

biosynthesis, and treatment of leaf tissue with inhibitiors of ethylene action. As each approach individually has its own limitations, we are especially interested in studies that have combined these approaches to answer the question.

Several different patterns of ethylene production have been reported in senescing leaf tissue. In some cases, ethylene production peaked prior to the phase of rapid chlorophyll degradation (Kao and Yang, 1983). In a second pattern, ethylene production peaked after the commencement of rapid chlorophyll degradation (Aharoni et al., 1979; Chen et al., 1991; Gepstein and Thimann, 1981). In a third patten, two peaks of ethylene productiona were observed in *Rumex* leaf discs during senescence (Hackett and Goldthwaite, 1983). We have observed a fouth pattern: maize leaf segments exhibited no peak of ethylene production during senescence in the dark (Kao, 1992).

Ethylene production is generally controlled by the level of 1-aminocyclopropane-1-caboxylic acid (ACC), the immediate precursor of ethylene biosynthesis (Yang and Hoffman, 1984). Application of ACC significanthy stimulated ethylene production of detached maize leaves (Kao, 1992). However, ACC application did not result in an enhancement of senescence (Kao, 1992). It seems that ethylene production does not play a role in regulating senescence of detached maize leaves. This conclusion is further supported by the observations that (a) benzyladenine retarded senescence but promoted ethylene production and (b) abscisic acid promoted senescence but inhibited ethylene production (Kao, 1992).

If a change of ethylene concentration is excluded as an explanation for the change in extent of senescence, a change in sensitivity is an alternate possibility. This possibility was tested by using ethylene action inhibitor, silver ion (Beyer, 1976). Our results indeed showed that silverion retarded dark-induced senescence of detached maize leaves (Kao, 1992). It is concluded that a change in sensitivity to ethylene might be involved in the regulation of senescence of detached maize leaves.

Role of Polyamines

Polyamines are ubiquitous nitrogen compounds and have been implicated in several aspects of plant development (Evans and Malmberg, 1989). Diaminopropane, an oxidation product of naturally occurriing polyamines, and exogenous polyamines are effective in retarding the senescence of excised leaves and protoplasts (Altman, 1982; Cheng and Kao, 1983 ; Cheng et al., 1984; Galston et al., 1978 ; Shih et al., 1982). Since polyamine levels have been observed to decrease in senescing leaves, it has been suggested that they play a role in the control of leaf senescence (Kaur-Sawhney et al., 1982; Srivastava et al., 1981). However, Birecka et al. (1984) reported that no significant decline of polyamines could be observed in oat (*Avena sativa* cv. Astro or Gary) and *Nicotiana alata* leaves, which exhibited typical dark-induced senescence syndrome.

The most common polyamines in higher plants include putrescine, spermidine and spermine. Putrescine and spermidine were present in detached maize leaves throughout senescence (Kao, 1994). Spermime, however, was undectable in detached maize leaves during dark-induced senescence (Kao, 1994). Two different patterns of putrescine level have been reported during dark-induced senescence of

detached leaves. In some cases, the putrescine level decreased during senescence (Chen and Kao, 1991; Kaur-Sawhney et al., 1982; Srivastava et al., 1981). In a second pattern the putrescine level remained unchanged during senescence (Birecka et al., 1984). We have obseved a third pattern: detached maize leave exhibited an increase in putrescine level during senescence (Kao, 1994). The increase in putrescine level in detached maize leaves was found to be prior to the commencement of senescence in darkness (Kao, 1994).

Several experiments have shown that putrescine has a deleterious effect when fed to plant tissues (Coleman and Richards, 1956; DiTomaso et al., 1989; Roberts et al., 1986; Shevyakova 1982). In fact, we observed that upon feeding putrescine to detached maize leaves a toxic symptom was observed (unpublished data). If the increase in level of endogenous putrescince in detached maize leaves in the dark is the factor responsible for the senescence, then senescence is expected to be retarded by inhibitors of putrescine biosynthesis. We indeed observed that D-arginine and -methtylornithine, which decreased the level of putrescine, retarded the senescence of detached maize leaves in darkness (Kao, 1994). Our results seem to indicate that an increase in putrescine level is likely to be the factor resposible for dark-induced senescence of detached maize leaves. This conclusion is further supported by the observations that benzyladenine, a synthetic cytokinin, which retarded dark-induced senescence of detached maize leaves, also decreased the level of putrescine (Kao, 1994).

Role of Peroxidase Activity

Parish (1968) first suggested the increase in the activity of peroxidase (EC 1.11.1.7) in tobacco leaves is one of the most reliable indicators of senescence, and plays an important role in it's regulation. Increased peroxidase activity during leaf senescence has been reported in several other plant species (Abeles and Dunn, 1989; Braber, 1980; De Jong, 1972 ; Hazell and Murray, 1982; Kar and Miahra, 1976 ; Kumar and Khan, 1983; Kuroda et al., 1990). Peroxidase activity of detached barley leaves, however, was found to decrease during dark-induced senescence (Sharma and Biswa, 1976). Birecka et al. (1979) reported that a decrease in peroxidase activity was observed only at the later stage of dark-induced senescence of oat leaves.

In view of this conflicting evidence, we set out to check whether total peroxidase activity contributes to the regulatory complex that controls the senescence of detached maize leaves in the dark. Peroxidase activity in detached maize leaves was found to decrease only in the later stage of senescence (Yeh and Kao, 1994a). Benzyladenine retarded senescence but had no influence on peroxidase activity (Yeh and Kao, 1994a). Abscisic acid and methyl jasmonate (MJ) promoted senescence but did not affect peroxidase activity (Yeh and Kao, 1994a). Gabaculine, an inhibitor of heme synthesis, and tunicamycin, a protein glycosylation inhibitor, decreased peroxidase activity but had no effect on senescence (Yeh and Kao, 1994a). Our available data seem to indicate that peroxidase did not play a role in dark induced senescence of detached maize leaves.

Concluding Remarks

In spite of recent progress, we are still far from understanding the mechanism of dark

induced senescence of detached maize leaves. However, it is clear that putrescine accumulation is a factor causing senescence of detached maize leaves under dark condition. To our knowledge, this is the first evidence that putrescine accumulation results in senescence syndrome.

It is generally thought that polyamines and ethylene have opposite effect on plant senescence (Evans and Malmberg, 1989). Since both polyamines and ethylene are responsible for dark induced senescence of detached maize leaves, it is possible that this general concept may not hold for senescence of detached maize leaves.

The fact that benzyladenine, abscisic acid, and MJ have no effect on peroxidase activity in detached maize leaves is peculiar. Peroxidase activity has been found to respond to cytokinins and MJ treatment in other plant leaf systems. For example, kinetin and benzyladenine increase peroxidase activity during leaf senescence of cucumber (Ford and Simon, 1972), rice (Kar and Mishra, 1976; Reddy et al., 1985), and *Eleusine coracana* (Kumar and Khan, 1983). MJ has been shown to increase peroxidase activity in barley leaf segments during senescence (Weidhase et al., 1987). In our recent work, we also found peroxidase activity increased in MJ-treated detached rice leaves (Yeh and Kao, 1994b). Whether the lack of sensitivity of peroxidase activity to BA, ABA, and MJ treatment isspecific to maize or C_4 plants remainsto be seen.

Acknowledgements

The author would like to acknowledge with gratitude the contribution of colleagues and students, past and present, to the personal research reported. The author's research mentioned here was kindly supported by research grants from the Council of Agriculture, Republic of China.

Literature Cited

1. Abeles, F. B. and L. J. Dunn. 1989. Role of peroxidase during ethylene induced chlorophyll breakdown in Cucumis sativus cotyledons. J. Plant Growth Regul. 8:319-325.
2. Aharoni, N., M. Lieberman, and H. D. Sisler. 1979. Patterns of ethylene production in senescing leaves. Plant Physiol. 64:796-800.
3. Altman, A. 1982. Retardation of redish leaf senescence by polyamines. Physiol. Plant. 54:189-193.
4. Beyer, E. M., Jr. 1976. A potent inhibitor of ethylene action in plants. Plant Physiol. 58: 268-271.
5. Birecka, H., M. J. Choskes, and J. Goldstein. 1979. Peroxidase and senescence. J. Exp. Bot. 30:565-573.
6. Birecka, H., T. E. DiNolfo, W. B. Martin, and M. W. Frohlich. 1984. Polyamines and leaf senescence in pyrolizidine alkaloid-bearing *Heliotropium* plants. Phytochemistry 23:991 -997.
7. Braber, M. M. 1980. Catalase and peroxidase in primary bean leaves during development and senescence. Z. Pflanzenphyiol. 97:135-144.
8. Chen, C. T. and C. H. Kao. 1991. Senescence of rice leaves. XXX. Level of endogenous polyamines and dark induced senescence of rice leaves. Plant Cell Physiol. 32:935-941.
9. Chen, C. T., C. C. Li, and C. H. Kao. 1992. Senescence of rice leaves. XXXI. Changes of chlorophyll, protein, and polyamine contents

and ethylene production during senescence of a chlorophyll-deficient mutant. J. Plant Growth Regul. 10:201-205.

10.Cheng, S. H. and C. H. Kao. 1983. Localized effect of polyamines on chlorophyll loss. Plant Cell Physiol. 24:1463-1467.

11.Cheng, S. H., Y. Y. Shyr, and C. H. Kao. 1984. Senescence of rice leaves. XII. Effects of 1,3-diaminopropane, spermidine and spermine. Bot. Bull. Acad. Sin. 25:191-196.

12.Coleman, R. G. and F. J. Richards. 1956. Physiological studies in plant nutrition. XVIII. Some aspects of nitrogen metabolism in barley and other plants in relation to potassium deficiency. Ann. Bot. 20:393-409.

13.De Jong, D. W. 1972. Detergent extraction of enzymes from tobacco leaves varying in maturity. Plant Physiol. 50:733-737.

14.DiTomaso, J. M., J. E. Shaff, and L. V. Kochian. 1989. Membrane -mediated putrescine transport and its role in stress induced phytotoxicity. Plant Physiol. 89:5-147.

15.Evans, P. T. and R. L. Malmberg. 1989. Do polyamines have roles in plant development? Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 40:235-269.

16.Ford, T. W. and E. W. Simon. 1972. Peroxidase and glucose-6-phosphate dehydrogenase level in cotyledons of *Cucumis sativus* (L.). J. Exp. Bot. 23:423-431.

17.Galston, A. W., A. Altman, and R. Kaur-Sawhney. 1978. Polyamines, ribonuclease and the improvement of leaf protoplasts. Plant Sci. Lett. 11:69-79.

18.Gepstein, S. and K. V. Thimann. 1981. The role of ethylene in the senescence of oat leaves. Plant Physiol. 68:349-354.

19.Hackett, B. P. and J. Goldthwaite. 1983. Ethylene: Role in *Rumex* leaf tissue senescence. Plant Physiol. 69:S-8.

20.Hazell, P. and D. R. Murray. 1982. Peroxidase isozymes and leaf senescence in sunflower, *Helianthus annus* L. Z. Pflanzenphysiol. 108:87-92.

21.Kao, C. H. 1992. Role of ethylene in senescence of detached corn leaves. Chinese Agron. J. 2:207-212.

22.Kao, C. H. 1994. Endogenous polyamine levels and dark induced senescence of detached corn leaves. But. Bull. Acad. Sin. 35: 15-18.

23.Kao, C. H. and S. F. Yang. 1983. Role of ethylene in the senescence of detached rice leaves. Plant Physiol. 73:881-885.

24.Kar, M. and D. Mishra. 1976. Catalase,peroxidase, and polyphenol oxidase activities during rice leaf senescence. Plant Physiol. 57:315-319.

25.Kaur-Sawhney, R., L. M. Shih, H. E. Flores, and A. W. Galston. 1982. Relation of polyamine synthesis and titer to ageing and senescence in oat leaves. Plant Physiol. 69: 405-415.

27.Kumar, K. B. and P. A. Khan. 1983. Aged-related changes in catalase and peroxidase activities in the excised leaves of *Eleusine coracana* Gaertn. cv PR 202 during senescence. Exp. Geront. 18:409-417.

28.Kuroda, M., T. Ozawa, and H. Imagawa. 1990. Changes in chloroplast peroxidase activities in relation to chlorophyll loss in barley leaf segments. Physiol. Plant. 80:555-560.

29.Leopold, A. C. 1975. Aging, senescence, and turnover in plants. BioScience 25:695-662.

30.Parish, R. W. 1968. Studies in senescing tobacco leaf disks with special reference to peroxidase. I. The effect of cutting and of inhibition of nucleic acid and protein syn-

thesis. Planta 82:1-13.

31.Reddy, K. P., S. M. Subhani, P. A. Khan, and K. B. Kumar. 1985. Effect of light and benzyladenine on dark-treated growing rice (*Oryza sativa*) leaves. II. Changes in peroxidase activity. Plant Cell Physiol. 26:987-994.

32.Roberts, D. R., E. B. Dumbroff, and J. E. Thompsm. 1986. Exogenous polyamines alter membrane fluidity in bean leaves- a basis for potential misinterpretation of their true physiological role. Planta 167:395-401.

33.Sharma, R. and U. C. Biswal. 1976. Effect of kinetin and light on peroxidase activity of detached barley leaves. Z. Pflanzenphysiol. 78:169-172.

34.Shevyakova, N. I. 1981. Metabolism and the physiological role of diamines and polyamines in plants. Sov. Plant Physiol. 28: 1052 -1061.

35.Shih, L. M., R. Kaur-Sawhney, J. Fuhrer, S. Samenta, and A. W. Galston. 1982. Effect of exogenous 1,3-diaminopropane and spermi- dine on senescence of oat leaves. I. Inhibition of protease activity, ethylene production, and chlorophyll loss as related to polyamine content. Plant Physiol. 70:1592-1596.

36.Srivastava, S. K., D. S. Raj, and B. I. Naik. 1981. Polyamine metabolism during ageing and senescence of pea leaves. Indian J. Exp. Biol. 19:437-440.

37.Weidhase, R. A., J. Lehmann, H. Kramell, G. Sembdner, and B. Parthier. 1987. Degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and chlorophyll in sensecing barley leaf segments triggered by jasmonic acid methylester, and counteraction by cytokinin. Physiol. Plant. 69:161-166.

38.Yang, S. F. and N. E. Hoffmon. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35:155-189.

39.Yeh, J. H. and C. H. Kao. 1994a. Lack of evidence for causal relationship between peroxidase activity and dark-induced senescence of detached corn leaves. Bot. Bull. Acad. Bull. 35: 147-151.

40.Yeh, J. H. and C. H. Kao. 1994b. Senescence of rice leaves. XXXIII. Changes in peroxidase activity and in peroxidase isozymes. Bot. Bull. Acad. Sin. 35:205-209.

玉米切離葉片在暗中老化機制之研究

高 景 輝

國立台灣大學農藝學系

本文係綜合本研究室過去三年就乙烯、多元胺及過氧化酵素活性與玉米切離葉片在暗中老化間關係的成果。乙烯的敏感度與 putrescine 含量的增加可能與玉米切離葉片老化有關。沒有證據顯示過氧化酵素活性與玉米切離葉片在暗中老化有因果關係。

關鍵詞:乙烯、葉片老化、玉米、過氧化酵素、多元胺。

玉米乾物質生產及氮素利用與產量之關係

姜義展、陳烈夫、魏夢麗、劉大江
臺灣省農業試驗所

摘　　要

玉米吐絲前的營養生長可能影響子粒產量表現，本試驗採用玉米品種臺農一號爲材料，以變化栽培密度處理使植株在吐絲期具有不同營養生長量，但吐絲後具有相似生育環境，調查營養生長與子粒充實期間植株乾物質與氮素的累積與分配性狀。於 1991- 1993 年秋作進行試驗，行距均爲 75 cm，1991 年採用株距 11、22 及 44 cm 三種處理，1992 及 1993 年採用 11 與 22 cm 兩種株距，又於雄穗分化始期將部份植株株距自 11 cm 間拔爲 22 cm；在播種至成熟期間連續取樣，分析不同器官之乾物質與氮素累積性狀。對營養生長而言，第十二葉齡以後栽培密度對單株乾物質及氮素累積能力的影響方較明顯，在第十二葉期至吐絲期約一個月生育期間，植株所累積的乾物質量佔吐絲期總乾物量的 80-92% ，所累積的氮素量佔吐絲期總含氮量的 69-85% 。在營養生長全期，乾物質累積速率與氮素累積速率的比值有逐漸上升的趨勢，但在栽培密度處理間則多無顯著差異，顯示以單位氮素爲基準的乾物質累積速率，在不同生育階段雖然有異，卻不受環境因子的影響。對生殖生至長而言，玉米植株在吐絲後初期所生產的光合物質平均分配於子粒及果穗其他部位，器官間可能有競爭現象。吐絲期營養生長量較低之植株，在吐絲後 0-24 日及 48-65 日之間的單株乾物質生產量較高，有利於產量表現。在氮素累積性狀方面，吐絲期營養生長及氮素累積量較低者，於子粒充實期間反而有較高的氮素同化能力。多數處理於子粒充實全期之全株氮素累積速率低於子粒氮素累積速率，以充實中期的差異最爲顯著。玉米植株氮素利用效率因密植而升高，主要受氮素吸收效率影響。如吐絲期營養生長與氮素累積量不同，而吐絲後維持相同之行株距，其氮素利用效率與多數組成因子之表現並無顯著差異，顯示臺農一號玉米品種之氮素利用對栽培密度呈現較爲穩定的反應。吐絲期乾物質與氮素累積量較低之處理，植株在吐絲後具有較高的光合物質與氮素同化作用能力，對子粒產量具有明顯的補償及緩衝作用。

關鍵詞：玉米、栽培密度、營養生長、子粒充實、乾物質累積、氮素利用。

前　　言

玉米在營養生長初期累積乾物質的速率緩慢，主要受限於葉面積指數 (Cross, 1990)，但在雄穗開始分化以後，生長速率逐漸增

高，Williams et al. (1965) 以高密度栽培玉米，發現在雄穗抽出前 12 日的作物生長速率可高達 520 kg/ha・day。一般而言，玉米在吐絲期的乾物質累積量僅爲成熟期最終乾物量之 40-50% (Wang et al., 1990)，但營養生長量多寡對子粒產量的直接影響如何，則報告並不多見。

Edmeades and Daynard (1979) 認爲如果玉米植株的營養生長旺盛，在吐絲期具有較高的葉面積指數與光合作用能力，則對提高每穗子粒數目具有助益。Hawkins and Cooper (1981) 也指出玉米在雄穗分化始期至吐絲期之間的全株生長速率，可經由影響每穗粒數而作用於子粒產量。此外，莖稈內預貯性碳水化合物對於提高穎花稔實率 (Simmons and Jones, 1985) 及子粒充實後期的養份供應 (Genter et al., 1970)，也有很高的重要性。

另一方面，Muldoon et al. (1984) 指出營養生長持續時間與葉面積指數呈正相關，有助於增大供源能力及提高產量潛能；Corke and Kannenberg (1989) 以溫帶地區玉米進行試驗，報告較長的營養生長期可以增加子粒數目，具有增產效應；但是兩項研究並未檢討營養生長量對產量表現的確切作用。Schoper et al. (1982) 於玉米營養及子粒充實期間間拔植株，以增大供源能力，發現吐絲前二至三週處理之單株子粒增產幅度高於吐絲期或其後進行之處理，此一結果雖然顯示營養生長的重要性，但由於間拔處理後栽培密度已有改變，並不能以單株產量解釋群落產量表現。

玉米葉片與莖稈貯存礦物元素的功能早經確認，Hanway (1962) 指出吐絲期營養器官內的氮素與鉀素累積量可高達成熟期總累積量的 70% 左右，Schrader (1984) 也報告多數玉米品種吸收與同化氮素的主要時期爲吐絲以前的營養生長階段，最高可達總量的 80% 以上，這些養分於吐絲後會大量被轉移至發育中的子粒。玉米植株在營養生長期間累積氮素的速率，與乾物質累積速率之間有密切的關係 (Russelle et al, 1983)，因此如何選擇適宜的肥培管理技術，提高氮肥施用效率，增進營養生長，進而提高產量，也是在玉米生產方面受到重視的課題 (Bullock et al, 1993)。

以往有關玉米產量生理的研究，多半偏重吐絲後子粒充實期間的表現，吐絲前營養生長全期方面的試驗資料較少，國內相關的研究尤爲缺乏。本研究採用目前主要玉米栽培品種臺農一號爲材料，施以變化栽培密度處理，使植株於吐絲期具有不同的乾物質與氮素累積量，但在吐絲後維持相同的行株距，詳細調查植株生育全期的乾物質與氮素累積性狀，所得結果將有助於瞭解臺農一號玉米品種的田間產量生理表現。

材料與方法

以單雜交玉米品種臺農一號爲試驗材料，於 1991 至 1992 年秋作在臺灣省農業試驗所農場進行田間試驗，三年之播種日期分別爲 9 月 20 日及 9 月 21 日；試區前作均爲水稻，土壤爲坋質壤土，1992 年試驗進行前分析土壤 pH 值爲 5.8，有機質含量爲 2.0% ，CEC 爲 9.7 meq/100 g，有效性磷與有效性鉀之濃度分別爲 28 與 133 ppm，銨態氮及硝酸態氮濃度分別爲 17.9 與 22.2 ppm。

試驗係採用栽培密度爲處理，播種時之行距均爲 75 cm。1991 年試驗之株距分爲三種，即 11、22與 44 cm，合每公頃 121,212、60,606 與 30,303 株，1992 年試驗之株距分爲 11 與 22 cm 兩種。1991 年試驗於植株生長至吐絲期時，將部份株距爲 11 cm 之小區間拔

爲 22 cm，合計爲兩種處理；1992 年試驗在播種後 30 日玉米生育至第九葉期，即相當於雄穗分化始期 (王等，1988) 及吐絲期時，計兩次分別進行與1991年相同的間拔處理，又於吐絲期將部份株距爲 22 cm 小區間拔爲株距44 cm，使每公頃株數爲 30,303 株。試驗採用逢機完全區集設計，小區爲 8行區，行長 8 m，重複 4 次。兩年試驗之氮肥用量均爲 200 kg N/ha，磷肥與鉀肥用量爲90 kg P_2O_5 與100 kg K_2O/ha，肥料之施用方法及田間栽培管理與王等 (1989) 所述相同。

於植株生育至第四、八、十二與十五葉齡及吐絲期時，進行營養生長期之取樣，又於吐絲後間隔一至三週進行子粒充實期之取樣，每次取樣係自每一小區逢機選取 8-12 株爲樣品，區分爲葉片、莖稈、苞葉、穗軸及子粒等部位，於送風乾燥箱中以 80℃ 連續烘乾 72-96 小時，秤量乾物重，隨後經 40 目篩 (mesh) 磨粉，以 semi-micro Kjeldahl 方法測定氮素濃度，以氮素濃度及乾物重之乘積估算氮素累積量，計算各生育階段之乾物質與氮素累積速率，並依據 Moll et al. (1982)之定義與公式計算氮素利用效率 (N use efficiency) 及其組成因子。又於成熟期選取 20 株爲樣品，調查子粒產量與其構成要素。

試驗所得各項資料均經變方分析，並以 Duncan's New Multiple Range Test 分析處理間之差異顯著性。

結　果

1991 年試驗係採用 11、22 與 44 cm 之株距播種，臺農一號玉米植株在生育至第八葉期時，葉片、莖稈及全株乾重於處理間均無顯著差異；第十二葉期時，最疏植(株距 44 cm) 處理之乾重則較其他兩個密植處理爲高，但其後株距 22 cm 處理植株乾物重增加迅速，至十五葉期與吐絲期時，與最疏植處理間已無差異，且均顯著高於最密植 (株距 11 cm) 處理 (表 1)。

1992 年試驗係採用 11 及 22 cm 兩種株距播種，在植株生育至雄穗分化始期前後，將部份 11 cm 株距之小區間拔，增大株距至 22 cm，合計亦爲三種處理。調查本年度試驗中栽培密度對植株各部位乾物質累積性狀的影響 (表 1)，其結果與 1991 年試驗相似，在第八葉期以前並未顯示處理效應，第十二葉期至吐絲期之間各次取樣則以疏植 (株距 22 cm) 處理較高。於雄穗分化始期進行間拔之處理，植株乾物質累積量在第十二葉期時與其他兩種處理並無顯著差異，但其後則呈現高於密植但低於疏植處理之趨勢 (表 1)。

表 1 資料同時顯示，臺農一號玉米植株於吐絲期之單株總乾物質累積量，隨栽培密度之降低而升高。1992 年試驗於雄穗分化始期行間拔處理之植株，在吐絲期之全株乾物重，介於其他兩處理之間，且差異均達顯著水準。

在播種後的生育初期，玉米植株累積之氮素量甚微，1991 年試驗第八葉期以前，於三個處理間均無顯著差異。第十二葉期之氮素累積量以最疏植處理較高，吐絲期之每株氮素累積總量因密植而顯著降低 (表 2)。1992 年試驗玉米植株在第四及第八葉期累積的氮素量較 1991 年試驗結果爲高，但吐絲期的氮素含量反而較爲低 (表 2)。1992 年試驗中第八葉期時單株葉片與全株氮素累積量均以疏植處理較高，莖稈氮素含量在處理間則無差異。第十二葉期以後，大致呈現疏植植株含有較多量氮素的趨勢，而雄穗分化始期行間拔處理植株之氮素累積量，則多介於疏、密植兩項處理之間。

將玉米植株生育粗分爲兩個階段，其一爲播種至第十二葉期，其二爲第十二葉期至

表 1. 栽培密度對玉米臺農 1 號植株營養生長期乾物質累積 (g/plant) 的影響 (1991 與 1992 年秋作)

Table 1. Plant-spacing effect on the dry weight (g/plant) of hybrid corn Tainung No. 1 at different stages of vegetative growth (fall crops of 1991 and1992)

Plant part	Within-row spacing[z] (cm)	Growth stage: 4th leaf	8th leaf	12th leaf	15th leaf	Silking
		1991				
Leaf blade	11-11	0.10 a[y]	1.56 a	6.08 b	17.72 b	27.14 b
	22-22	0.13 a	1.64 a	5.99 b	22.21 a	34.21 a
	44-44	0.10 a	1.53 a	6.99 a	21.40 a	36.52 a
Stalk[x]	11-11	0.05 a	0.53 a	3.00 b	12.01 b	47.87 b
	22-22	0.06 a	0.61 a	2.78 b	14.92 a	60.44 a
	44-44	0.05 a	0.60 a	3.73 a	14.35 a	63.58 a
Whole plant	11-11	0.15 a	2.09 a	9.09 b	29.72 b	81.11 b
	22-22	0.19 a	2.24 a	8.78 b	37.12 a	104.57 a
	44-44	0.15 a	2.13 a	10.72 a	35.75 a	116.12 a
		1992				
Leaf blade	11-11	0.36 a	3.76 a	8.48 b	16.81 c	22.37 c
	11-22	(0.36)	(3.76)	9.66 b	20.10 b	28.84 b
	22-22	0.41 a	4.52 a	10.62 a	24.89 a	34.78 a
Stalk[x]	11-11	0.15 a	2.08 a	4.37 a	14.62 c	42.25 c
	11-22	(0.15)	(2.08)	5.21 a	17.30 b	60.14 b
	22-22	0.17 a	2.44 a	5.07 a	27.86 a	72.23 a
Whole plant	11-11	0.52 a	5.84 a	12.85 b	31.43 c	64.62 c
	11-22	(0.52)	(5.84)	14.87 ab	37.40 b	88.98 b
	22-22	0.57 a	6.96 a	15.69 a	52.75 a	107.01 a

[z] Figures represent, in order, spacings at planting and tassel initiation. Between-row spacing was 75 cm.

[y] Means with the same letter within a column of a specific plant part in the same yearare not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

[x] Including ear at silking stage.

表 2. 栽培密度對玉米臺農 1 號植株營養生長期氮素累積 (mg/plant) 的影響 (1991 與 1992 年秋作)

Table 2. Plant-spacing effect on the N accumulation (mg/plant) of hybrid cornTainung No. 1 at different stages of vegetative growth (fall crops of1991 and 1992)

Plant part	Within-row spacing[z] (cm)	Growth stage				
		4th leaf	8th leaf	12th leaf	15th leaf	Silking
		1991				
Leaf blade	11-11	5.1 a[y]	75.0 a	235.8 b	558.7 b	979.8 b
	22-22	6.7 a	77.4 a	241.8 b	749.6 a	1,266.6 a
	44-44	5.1 a	72.3 a	278.7 a	726.2 a	1,385.2 a
Stalk[x]	11-11	2.0 a	24.3 a	103.6 b	272.3 b	691.1 c
	22-22	2.5 a	28.6 a	102.9 b	361.9 a	1,011.1 b
	44-44	2.0 a	28.6 a	128.0 a	366.6 a	1,228.1 a
Whole plant	11-11	7.1 a	99.3 a	339.4 b	831.0 b	1,670.9 c
	22-22	9.2 a	106.0 a	344.7 b	1,111.5 a	2,277.7 b
	44-44	7.1 a	100.9 a	406.7 a	1,092.8 a	2,613.3 a
		1992				
Leaf blade	11-11	18.4 a	123.2 b	257.5 c	498.2 c	796.3 c
	11-22	(18.4)	(123.2)	304.8 b	604.3 b	978.5 b
	22-22	20.6 a	156.4 a	347.2 a	798.3 a	1,153.4 a
Stalk[x]	11-11	6.3 a	62.1 a	114.4 b	191.5 b	404.7 c
	11-22	(6.3)	(62.1)	136.1 a	315.5 a	716.9 b
	22-22	6.9 a	64.9 a	144.8 a	364.0 a	825.4 a
Whole plant	11-11	24.7 a	185.3 b	371.9 c	689.7 c	1,201.0 c
	11-22	(24.7)	(185.3)	440.9 b	919.8 b	1,695.4 b
	22-22	27.5 a	221.3 a	492.0 a	1,162.3 a	1,978.8 a

z Figures represent, in order, spacings at planting and tassel initiation. Between-row spacing was 75 cm.

y Means with the same letter within a column of a specific plant part in the same yearare not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

x Including ear at silking stage.

吐絲期，兩個階段之生育日數在 1991 與 1992 年分別爲 35 與 38 日及 28 與 27 日。玉米植株在第一階段的生育緩慢，但自第十二葉期以後則極爲迅速。由表 3 資料得知於第二生育階段所累積的乾物量與吐絲期總乾物量的比值，以葉片部位較低，但亦在 62-83% 之間，1991 年試驗於處理間沒有顯著差異，且其數値高於 1992 年試驗的比值。同一生育階段莖稈部位累積的乾物量最爲明顯，佔吐絲期莖稈乾物量的 90% 以上，最高可達 95% ，兩個年度之間的表現較爲相近，亦未顯示處理效應。就全株而言，雖然第二生育階段的持續日數較第一生育階段爲少，但卻可累積超過吐絲期總乾物質量的 80% 以上 (表 3)。

表 3. 玉米臺農 1 號植株於第十二葉期至吐絲期間乾物質及氮素累積量與吐絲期總含量之比值 (%)(1991 與 1992 年秋作)

Table 3. Ratios (%) of the amounts of dry matter and N accumulated between the 12th leaf stage and silking to the amounts of dry matter and N accumulated at silking stage for hybrid cornd Tainung No. 1 under different planting densities (fall crops of 1991 and 1992)

Item	Within-row spacing[z] (cm)	Plant part: Leaf blade	Stalk	Whole plant
		1991		
Dry matter	11-11	77.6 a[y]	93.7 a	88.8 a
	22-22	82.5 a	95.4 a	91.6 a
	44-44	80.9 a	94.1 a	90.8 a
Nitrogen	11-11	75.9 b	85.0 b	79.7 b
	22-22	80.9 a	89.8 a	84.9 a
	44-44	79.9 a	89.6 a	84.4 a
		1992		
Dry matter	11-11	62.1 b	89.7 a	80.1 b
	11-22	66.5 ab	91.3 a	83.3 ab
	22-22	69.5 a	93.0 a	85.3 a
Nitrogen	11-11	67.7 a	71.7 b	69.0 b
	11-22	68.9 a	81.0 a	74.0 a
	22-22	69.9 a	82.5 a	75.1 a

[z] Figures represent, in order, spacings at planting and tassel initiation. Between-row spacing was 75 cm.

[y] Means with the same letter within a column of a specific plant partin the same yearare not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

在第十二葉期至吐絲期之第二生育階段期間，玉米植株亦可吸收大量氮素，佔吐絲期總含量的 75% 以上。就各器官而言，1991 年試驗葉片所累積的氮素量佔吐絲期葉片氮素總含量的 77.6-82.5% ，處理間無差異；1992 年試驗的比值較低，為 62.1 -69.5 % ，密植處理並有偏低的趨勢 (表 3)。在莖稈方面，第二生育階段累積氮素量佔吐絲期含氮量的比值則較葉片部位更高，各處理於兩個年度分別介於 85.0-89.8% 及 71.7-82.5% 之間，以 1992 年之數值較低，除了株距 11 cm 處理的比值較低外，其他處理間的差異均不顯著 (表 3)。

臺農一號玉米植株在第十二葉期以後的生長轉為快速，可由表 4 及表 5 資料予以更詳細說明。表 4 資料顯示 1991 年試驗中，玉米作物生長速率隨植株生育期延伸而明顯提高，且受栽培密度極顯著的影響；氮素累積速率的表現相似，自播種後逐漸升高，於吐絲前約二週達到高峰，並以密植處理高於疏植處理。1992 年的試驗結果 (表 5) 表現與 1991 年相同的趨勢，亦即累積速率隨植株之生長而增加，以接近吐絲期最高，並以密植 (株距 11 cm) 處理高於疏植 (株距 22 cm) 處理；於雄穗分化始期將密植植株予以間拔，使栽培密度與疏植處理相同，其乾物質與氮素累積速率雖有低於疏植處理的趨勢，但在第十五葉期至吐絲期之間的差異已未達顯著水準。

表 4. 栽培密度對玉米臺農 1 號營養生長期間乾物質與氮素累積速率 (kg/ha・day) 的影響 (1991 年秋作)

Table 4. Plant-spacing effect on the dry matter (DM) and N accumulation rates (kg/ha・day) of hybrid corn Tainung No. 1 at different stages of vegetative growth (fall crop, 1991)

Plant spacing (cm)	Gwowth stage				
	0-4th leaf	4th-8th leaf	8th-12th leaf	12th-15th leaf	15th leaf to silking
	Dry matter				
75×11	1.3 a[z]	21.4 a	84.9 a	208.4 a	389.3 a
75×22	0.8 b	11.3 b	39.6 b	143.1 b	255.5 b
75×44	0.3 c	5.5 c	26.0 c	63.2 c	152.2 c
	Nitrogen				
75×11	0.06 a	1.02 a	2.91 a	4.97 a	6.36 a
75×22	0.04 b	0.53 b	1.44 b	3.88 b	4.42 b
75×44	0.02 c	0.26 c	0.93 c	1.73 c	2.88 c
	Ratio of DMA/Ration of NA				
75×11	21.3 a	21.0 a	29.2 a	42.0 a	61.2 a
75×22	20.6 a	21.2 a	27.5 a	36.9 b	57.8 ab
75×44	21.9 a	21.1 a	28.1 a	36.5 b	52.9 b

z Means with the same letter of a column for a specific item are not significantly different at 5 % level by Duncan's MRT.

表 5. 栽培密度對玉米臺農 1 號營養生長期間乾物質與氮素累積速率 (kg/ha・day) 的影響 (1992 年秋作)

Table 5. Plant-spacing effect on the dry matter (DM) and N accumulation rates (kg/ha・day) of hybrid corn Tainung No. 1 at different stages of vegetative growth (fall crop, 1992)

Plant spacing[z] (cm)	Growth stage				
	0-4th leaf	4th-8th leaf	8th-12th leaf	12th-15th leaf	15th leaf to silking
	Dry matter				
11-11	4.2 a[y]	43.0 a	106.2 a	187.7 a	287.4 a
11-22	(4.2)	(43.0)	68.4 b	113.8 b	223.3 b
22-22	2.3 b	25.8 b	66.1 b	187.2 a	234.9 b
	Nitrogen				
11-11	0.20 a	1.30 a	2.83 a	3.21 a	4.43
11-22	(0.20)	(1.30)	1.94 b	2.42 b	3.36
22-22	0.11 b	0.78 b	2.05 b	3.39 a	3.54
	Ratio of DMA/Ration of NA				
11-11	21.0 a	33.1 a	37.5 a	58.5 a	64.9 a
11-22	(21.0)	(33.1)	35.3 ab	47.0 b	66.5 a
22-22	20.9 a	33.1 a	32.3 b	55.2 a	66.4 a

z Figures represent, in order, spacings at planting and tassel initiation. Between-row spacing was 75 cm.

y Means with the same letter of a column for a specific plant part are not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

進一步計算玉米植株乾物質累積速率與氮速累積速率的比值，發現株距爲 11 及22 cm 兩處理之間，在播種至吐絲的各生育期多無顯著差異，僅有的例外爲 1991 年之第十二至十五葉期，與 1992 年之第八至第十二葉期，亦即栽培密度並不影響乾物質與氮素的相對累積速率 (表 4 與表 5)。1991 年試驗株距 44 cm 處理植株生長至第十二葉期以後，其乾物質與氮速累積速率的比值顯著較最密植處理爲低 (表4)，顯示在增大生長空間的最疏植條件下，更有利於合成乾物質。1992 年試驗於雄穗分化始期將株距自 11 cm 增加至 22 cm 後，植株乾物質與氮速累積速率的比值於第十二至十五葉期較低，但在吐絲前約兩週的期間內，與其他兩處理已無差異 (表 5)。

1991 年試驗於玉米吐絲期進行間拔處理，將部份植株株距自 11 cm 增大至 22 cm，至吐絲後 8 日第一次取樣調查時，植株之乾物質累積量低於自播種開始即維持

22 cm 株距之處理，但至成熟期之差異未達顯著水準 (表 6)。在 1992 年試驗方面，吐絲期全株乾重亦受栽培密度的顯著影響，以株距始終爲 11 cm 之密植區 (株距代號 11-11-11，見表 6) 最低，播種時株距爲 11 cm，但雄穗分化始期間拔株距至 22 cm 之處理 (株距代號 11-22-22) 次之，自播種後株距均維持 22 cm 處理 (株距代號 22-22-22) 最高 (表 6)。至成熟期時，栽培密度的作用仍然非常明顯，以 11-11-11 密植植株的全株乾重最低，吐絲期將 22 cm 株距間拔爲 44 cm 之處理 (22-22-44) 最高，後者在此一期間的乾物質累積量爲前者的 2.3 倍；至於吐絲期開始株距即維持 22 cm 的三個處理，11-22-22 與吐絲期時始將株距自 11 cm 間拔爲 22 cm (株距代號 11-11-22) 兩處理之間並無顯著差異，但均低於 22-22-22 處理 (表 6)。

表6. 栽培密度對玉米臺農一號乾物質 (DMA) 與氮素 (NA) 累積及子粒產量性狀的影響 (1992 年秋作)

Table 6. Effects of planting density on the accumulation of dry matter (DMA) and N (NA) and yield characters of corn hybrid Tainung No. 1 (fall crop, 1992)

Within-row spacing[z] (cm)	DMA (g/plant) at Silking[y]	DMA (g/plant) at Harvest	NA (mg/plant) at Silking	NA (mg/plant) at Harvest	Kernel no. per ear	100-kernel weight (g)	Kernel yield (g/plant)
			1991 experiment				
11-22	100.5 b[x]	248.9 a	1,779 b	2,834 a	557 b	22.6 a	125.8 a
22-22	129.3 a	263.9 a	2,403 a	2,992 a	605 a	21.6 a	130.7 a
			1992 experiment				
11-11-11	64.6 c	151.9 d	1,199 c	1,690 c	340 d	22.0 c	74.7 d
11-11-22	(64.6)	232.7 c	(1,199)	2,510 b	436 c	27.0 a	117.6 bc
11-22-22	89.0 b	227.7 c	1,696 b	2,568 b	504 b	22.1 c	111.6 c
22-22-22	107.0 a	255.9 b	1,981 a	2,861 b	487 b	25.6 b	124.8 b
22-22-44	(107.0)	308.4 a	(1,981)	3,645 a	579 a	27.1 a	156.7 a

z Figures represent, in order, spacings at planting and silking for 1991 experiment, and at planting, tassel initiation, and silking in 1992 experiment. Between-row spacing was 75 cm.

y 8 days after silking for 1991 experiment.

x Means with the same letter within a column are not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

玉米植株於吐絲期及成熟期的氮素含量變化趨勢與乾物質表現相類似 (表 6)。1991 年試驗於吐絲後第 8 日分析，密植植株 (株距 11 cm) 的總含氮量顯著低於較疏植植株 (株距 22 cm)，但在成熟期則無顯著差異。1992 年試驗吐絲期植株總含氮量的高低順序亦依 22-22-22、11-22-22 與 11-11-11 排列，成熟期仍以前者爲後者之 3.4 倍，高於乾物質

累積量的比值；對吐絲後株距均維持 22 cm 的三個處理而言，其氮素含量介於上述兩處理之間，但相互間的差異則未達顯著水準 (表 6)。

1991 年試驗吐絲前的株距分別為 11 或 22cm，但如於吐絲後維持相同株距 (22 cm)，則子粒產量並無顯著差異；兩處理的平均百粒重相同，但吐絲前株距為 11 cm 處理的平均一穗粒數則有較低的趨勢 (表 6)。1992 年試驗的單株子粒產量以最疏植之 22-22-44 處理最高，最密植之 11-11-11 處理最低，百粒重與一穗粒數亦以前者為高。比較吐絲後株距同為 22 cm 的三個處理，22-22-22 處理的單株產量與 11-11-22處理相近，但高於 11-22-22 處理；於吐絲期始將株距自 11 cm 間拔為 22 cm，其一穗粒數最少，但平均百粒重則最高 (表 6)。

詳細分析 1992 年試驗玉米植株各器官在不同子粒充實期間的乾物質累積量變化，在子粒充實初期 (吐絲後 0-24 日)，乾物質的增加量大致仍受栽培密度之影響，最特殊者為 11-11-22 處理，植株在吐絲期的乾物量最低，但將株距自 11 cm 擴大至 22 cm 後，所增加的乾物量卻最高。玉米植株於此一期間所累積的乾物質主要集中於果穗，約一半分配於子粒，一半分配於苞葉及穗軸；但 11-11-22 處理亦為一例外，所增加的乾物質有 25.8% 分配於莖稈 (表 7)，顯示在吐絲後的子粒充實階段，營養生長仍明顯的持續進行。

表 7.　臺農一號玉米植株各器官於不同子粒充實階段之乾物質累積量變化 (1992 年秋作)

Table 7. Changes in the amounts of dry matter accumulated by different plant organs of corn hybrid Tainung No. 1 at stages of kernel-filling as affected by planting density treatments (fall crop, 1992)

Days after silking	Within-row spacing[z] (cm)	Dry matter accumulation (g/plant) in plant part			
		Whole plant	Kernel	Leaf + stalk	Husk + cob
0-24	11-11-11	52.5 c[y]	24.8 c	5.5 b	22.2 c
	11-11-22	78.0 a	28.7 b	20.1 a	29.2 b
	11-22-22	64.0 b	30.0 ab	3.9 b	30.1 b
	22-22-22	56.1 bc	32.7 a	-8.8 c	32.2 b
	22-22-44	75.4 a	34.8 a	1.1 b	39.5 a
24-48	11-11-11	29.5 d	35.1 d	-1.1 b	-4.5 bc
	11-11-22	43.3 c	53.9 bc	-4.9 c	-5.7 c
	11-22-22	40.0 c	49.0 c	-2.1 bc	-6.9 c
	22-22-22	64.4 b	61.8 b	4.4 a	-1.8 b
	22-22-44	99.8 a	85.1 a	7.7 a	7.0 a
48-65	11-11-11	5.3 d	14.8 c	-7.9 c	-1.6 a
	11-11-22	46.7 a	35.0 a	8.6 a	3.1 a
	11-22-22	34.8 b	32.5 ab	1.3 b	1.0 a
	22-22-22	28.4 bc	30.3 b	0.3 b	-2.2 a
	22-22-44	26.2 c	36.8 a	-1.9 b	-8.7 b

z Figures represent, in order, spacings at planting, tassel initiation, and silking. Between-row spacing was 75 cm.

y Means with the same letter within a column of a specific growth duration are not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

表 7 資料同時顯示在子粒充實中期 (吐絲後 24-48 日)，以 22-22-22 及 22- 22-44 處理的單株乾物質生產量高於子粒的乾物質增加量，亦即就光合物質供源能力有超過積儲能力的表現。在疏植 (22-22-44 處理) 條件下，仍有乾物質明顯分配於莖稈及穗軸。其他三項處理的單株乾物質生產量不及子粒乾物重的增加量，且苞葉乾物重大幅降低，可能爲供源能力不足以因應此子粒快速充實需求的結果 (表 7)。

玉米植株在子粒充實後期 (吐絲後 48-65 日) 的乾物質累積量，以 11-11-11、22-22-22 與 22-22-44 三個處理的降幅最大；在絕對增加量方面，以於雄穗分化始期及吐絲期將植株間拔爲株距 22 cm 的兩項處理 (11-22-22 及 11-11-22) 最高 (表 7)。分析乾物質於器官間的分配，11-11-22 處理的全株乾物質生產量高於子粒乾物質累積量，另有約 25% 的乾物質分配於其他器官 (主要爲莖稈)。11-22-22 與 22-22-22 兩處理之全株與子粒乾物質增加量相近，11-11-11 與 22-22-44 處理於子粒充實後期的全株乾重增加幅度則不及子粒部位，前者以營養器官 (莖稈) 乾重的降低爲主，後者則以苞葉與穗軸的下降較爲顯著 (表 7)。

表 8 資料爲玉米植株各器官在不同子粒充實階段的氮素含量變化。各處理營養器官氮素含量在子粒充實全期均持續降低；苞葉與穗軸部位的含量在充實初期上升，充實中期顯著下降；子粒部位則持續累積大量氮素，並以充實初期與中期的累積量高於充實後期的累積量 (表 8)。在子粒充實初期，植株同化的氮素總量隨栽植密度之升高而降低，且多低於子粒所累積的氮素量，其差異以密植處理最爲明顯。苞葉與穗軸的氮素含量同時增加，增幅以疏植處理最高。於吐絲後株距爲 22 cm 的三個處理之間進行比較，吐絲期植株含氮量最低的爲 11-11-22 處理，在子粒充實初期的表現爲全株氮素累積量較高，子粒、苞葉與穗軸的氮素累積量較低，而營養器官含氮量的降幅也最小 (表 8)。

玉米植株在子粒充實中期的氮素同化量，在處理之間有極大的差異 (表 8)，以 11-22-22 及 22-22-22 處理最低，是否爲取樣變異，或其他因素所致，尙難判定；最疏植之 22-22-44 處理仍爲最高。此一期間營養器官及苞葉與穗軸的氮素含量顯著降低，其降低量大致呈現疏植處理較多而密植處理較少的趨勢。子粒部位的氮素累積量仍然快速增加，以最疏植處理最高，11-11-22 及 22-22-22 處理其次，密植處理最低。子粒充實中期全株氮素累積量極顯著低於子粒的氮素需求量，計算兩者之比值，最密植之 11-11-11 處理約爲 39% ，最疏植之 22-22-44 處理約爲 42% ，表現最極端的爲 11-22-22 及 22-22-22 處理，在 16% 以下 (表 8)，顯示極不平衡的氮素供源與積儲關係。

如以玉米子粒產量與施用的氮素肥料量的比值 (Gw/Ns) 代表氮素利用效率，在 1991 年試驗的兩個處理間沒有顯著差異，1992 年試驗以最密值之 11-11-11 處理最高 (45.3)，最疏植之 22-22-44 處理最低 (23.7)，其餘三個處理之間則無顯著差異 (表 9)。氮素利用效率可區分爲氮素吸收效率 (植株總含氮量與施用氮素肥料量的比值，Nt/Ns) 與氮素利用效率 (子粒產量與植株總含氮量的比值，Gw/Nt) 兩項組成因子；1991 年試驗氮素吸收效率與利用效率及 1992 年試驗之氮素利用效率均未呈現處理間差異，1992 年試驗之氮素吸收效率以密植 (11-11-11) 處理最高，疏植 (22-22-44) 處理最低，其餘三個自吐絲期開始株距均爲 22 cm 的處理間則無差異，與 1991 年試驗的結果相同 (表 9)。

表 8. 臺農一號玉米植株各器官於不同子粒充實階段之氮素累積量變化(1992 年秋作)

Table 8. Changes in the amounts of N accumulated by different plant organs of corn hybrid Tainung No. 1 at stages of kernel-filling as affected by planting density treatments (fall crop, 1992)

Days after Silking	Within-row spacing[z] (cm)	N accumulation (mg/plant) in plant part			
		Whole plant	Kernel	Leaf + stalk	Husk + cob
0-24	11-11-11	277 d[y]	478 d	-335 bc	134 d
	11-11-22	628 bc	576 c	-125 a	177 c
	11-22-22	571 c	670 b	-287 b	188 c
	22-22-22	641 b	795 a	-414 c	260 b
	22-22-44	788 a	769 a	-283 b	302 a
24-48	11-11-11	192 c	492 c	-149 a	-151 a
	11-11-22	388 b	754 b	-189 a	-177 a
	11-22-22	91 d	555 c	-247 b	-217 b
	22-22-22	85 d	717 b	-313 c	-319 c
	22-22-44	493 a	1, 172 a	-378 d	-301 c
48-65	11-11-11	22 e	180 d	-157 ab	- 1 b
	11-11-22	295 b	434 bc	-152 ab	13 a
	11-22-22	210 c	471 b	-208 c	- 53 c
	22-22-22	154 d	372 c	-168 b	- 50 c
	22-22-44	383 a	550 a	-110 a	- 57 c

z Figures represent, in order, spacings at planting, tassel initiation, and silking. Between-row spacing was 75 cm.

y Means with the same letter within a column of a specific growth duration are not significantly different at 5% level by Duncan's MRT.

在氮素利用效率的二次組成因子方面，子粒產量與子粒氮素含量的比值 (Gw/Ng) 及子粒氮素含量與植株總含氮量的比值 (Ng/Nt)，在兩年試驗的處理間均無差異 (表 4)，前者表示在本試驗條件下，栽培密度對子粒氮素濃度沒有影響，後者表示對氮素收穫指數 (N harvest index) 的作用不顯著。玉米植株在吐絲後累積的氮素量與成熟期總含氮量的比值 (Na/Nt)，以疏植 (22-22-44) 處理及吐絲期進行間拔使株距爲 22 cm 之處理較高。子粒內氮素含量與吐絲後植株累積氮素量的比值 (Ng/Na) 代表子粒充實過程中的氮素供需關係，1991 年試驗以 22-22 處理較高，1992 年試驗以 11-11-11、11-22-22 與 22-22-22 處理較高，顯示氮素供源不足的程度較爲嚴重。以全株氮素含量爲基準的乾物質

生產效率 (成熟期全株乾重與氮素含量之比值，Tw/Nt)，在多數處理間表現相同，僅有的差異為 1992 年試驗的 22-22-44 處理低於 11-11-22 處理 (表 9)，亦即對多數處理而言，植株每一單位氮素含量的乾物質生產能力相近，以全株為基準計算的的氮素濃度亦相同。

表 9. 栽培密度對玉米臺農一號氮素利用效率及其組成因子的影響 (1992 年秋作)

Table 9. Nitrogen use efficiency and its component factors for corn hybrid Tainung No. 1 as affected by plant spacing treatments (fall crop, 1992)

Within-row spacing[z] (cm)	Components of N use efficiency[y]							
	Gw/Ns	Nt/Ns	Gw/Nt	Gw/Ng	Ng/Nt	Na/Nt	Ng/Na	Tw/Nt
	1991 experiment							
11-22	38.1 a	0.86 a	44.4 a	67.9 a	0.65 a	0.37 a	1.76 b	87.8 a
22-22	39.6 a	0.91 a	43.7 a	70.3 a	0.62 a	0.20 b	3.16 a	88.2 a
	1992 experiment							
11-11-11	45.3 a	1.02 a	44.2 a	64.9 a	0.68 a	0.29 b	2.34 a	89.9 ab
11-11-22	35.6 bc	0.76 c	46.9 a	66.7 a	0.70 a	0.52 a	1.47 c	92.7 a
11-22-22	33.8 c	0.78 bc	43.4 a	65.8 a	0.66 a	0.34 b	1.95 b	88.7 ab
22-22-22	37.8 b	0.87 b	43.6 a	66.2 a	0.66 a	0.31 b	2.14 ab	89.5 ab
22-22-44	23.7 d	0.55 d	43.0 a	62.9 a	0.68 a	0.46 a	1.50 c	84.6 b

z Figures represent, in order, spacings at planting, tassel initiation, andsilking. Between-row spacing was 75 cm.

y Gw: grain yield; Tw: total plant dry weight at harvest; Ns: N supplied; Nv: amount of N in plant at silking; Nt: amountof N in plant at harvest; Na: amount of N accumulated after silking; Ng: amount of N in kernels at harvest; units are allin kg/ha.

討　　論

本試驗藉由株距處理，以不同密度栽培玉米，每公頃最高種植 121,212 株，植株生育正常，吐絲日期與其他疏植處理相近，無顯著倒伏，亦無高密度栽培時可能發生之不孕穗現象 (Tollenaar et al., 1992)。1991 年株距為 11、22 及 44 cm 處理之子粒產量分別為 9.23、7.44 及5.35 mt/ha，1992 年株距 11 與 22 cm 處理之產量為 9.05 與 7.56 mt/ha，於雄穗分化始期間拔使株距由 11 cm 增加至 22 cm，子粒產量為 6.76 mt/ha (魏等，1994)，顯示臺農一號為耐密植栽培之玉米品種。

作物如能保有適度的葉面積指數，即可

維持較高的生長速率，本試驗中玉米植株在播種後初期之生長甚爲緩慢，且栽培密度處理間沒有顯著差異，主要原因應爲未能充份利用光能 (Williams et al., 1965a)，另一方面顯示至少在第八葉期以前，植株生長不受所採用栽培密度的影響 (表 1)，作物生長速率主要爲單位面積株數左右。玉米生育第十二葉期以後顯現栽培密度效應，單株的乾物質累積量以密植處理最低 (表 1)，推測株間已開始產生競爭作用，但單位面積的作物生長速率則持續以密植處理爲高 (表 4 與表 5)，顯示株間雖有競爭環境資源現象，葉面積指數仍可能爲決定乾物質累積的重要因子。Tetio-Kagho and Gardner (1988) 指出在臨界葉面積指數 (critical LAI) 內，玉米的葉面積指數、吸收光能量及光合作用量之間呈直線關係；Williams et al. (1965a,b) 以每公頃接近 70 萬株之極高密度栽培玉米，在葉面積指數高達 18 的情況下，雖然淨同化速率下降，但就乾物質生產而言，仍未達到最適葉面積指數。上述極高栽培密度與葉面積指數可能在吐絲後的子粒充實期間產生負面作用，但可以說明玉米營養生長特性。本試驗採用之最高密度處理爲每公頃約 12 萬株，最高的作物生長速率出現於吐絲前二週內 (表 4)，顯示在密植條件下，臺農一號玉米品種仍能維持較高的生長速率。

臺農一號玉米植株在播種至吐絲期之間，乾物質累積速率雖因植株生育階段及栽培密度處理而有顯著差異，但如重行分析表 1 資料，得知乾物質於葉片及莖稈之間的分配比率，則完全未顯示栽培密度效應。葉片乾重佔全株乾重的比率，自第八葉期之 70% 左右降低至吐絲期之 32% 左右。自第十二葉期至吐絲期之間，乾物質累積量極高 (表 3)，其中第十二葉期至第十五葉期的生長以葉片部位爲主，第十五葉期至吐絲期則以莖稈部位爲主 (表 1)，具有特定的生長模式。玉米莖稈在吐絲期以前累積大量非構造性碳水化合物，可以對子粒充實產生一定的作用 (Simmons nd Jones, 1985)，因此推知第十二葉期以後應爲玉米莖稈累積預貯性碳水化合物的最主要時期。

玉米在營養生長期間的氮素累積與乾物質累積間有一定關係 (Hanway, 1962)，植株在第十二葉期以後的累積速率才明顯增高，吐絲期之前達到高峰，與乾物質累積模式有相似的表現 (表 2、4 與 5)。Russelle et al. (1983) 以發現在十二葉期至吐絲期之間的氮素累積速率可達 92 mg/plant・day；本試驗對應處理 (株距 22 cm) 在同一時期之累積速率爲 72.9 (1991 年) 與 55.5 (1992 年) mg/plant・day，較 Russelle et al. (1983) 之試驗結果略低，但尙在正常範圍內。

葉片是玉米植株在吐絲期以前累積氮素的主要器官，分析表 2 資料，得知在第四葉期時，葉片的含氮量約爲全株之 75% ，其後逐漸下降，吐絲期時仍在 55% 以上，顯著較莖稈所佔比率爲高。吐絲期時，葉片氮素含量佔植株總含氮量之比率以密植處理高於疏植處理，而莖稈部位則有相反的表現，顯示在密植條件下，氮素分配有優先集中於葉片的趨勢，與乾物質的表現不儘相同。Hanway (1962) 指出吐絲期以前玉米所含氮素在器官之間沒有顯著的轉移現象，吐絲後營養器官氮素轉移至子粒的時序，則以莖稈先於葉片。與疏植處理比較，本試驗密植植株吐絲期莖稈的氮素含量更低於葉片氮素含量，對子粒充實期間的氮素需求是否有所影響，值得注意；唯 Beauchamp et al. (1976) 認爲基因型間具有顯著差異，臺農一號品種的表現有待確定。

Russelle et al.(1983) 指出第十二葉期至吐絲期爲營養器官累積氮素的重要時期，本

試驗也獲得相似結果 (表 2)，並以吐絲前約兩週內的累積速率最高 (表 4 與表 5)；於栽培密度處理間比較，雖然累積量具有差異，但同化氮素能力隨生育期之延伸而提高，其趨勢則完全相同。瞭解玉米植株在不同生育階段所吸收的氮素量，可以提供肥培管理所需之重要參考資料 (Bullock et al., 1993)；以 1991 年試驗爲例，自第十二葉期至吐絲期 (爲時 28 日) 分別的氮素累積量最高可達 161 kg/ha，因此如何適度施肥以提高氮肥施用效率或降低氮肥用量，值得考慮。Russelle et al. (1983) 探討施用氮肥時間的效果，發現如施以重肥，玉米吸收肥料氮素的量以晚施處理較高，如施以輕肥，則以早施處理爲高；提早施用氮肥並可增加吐絲期營養器官氮素含量，有助於子粒充實後期累積氮素的能力。另一方面，Bullock et al. (1993) 指出土壤肥力較高時，施用基肥與否對玉米成熟期全株總乾物質及子粒產量並無影響，不具經濟效益。雖然不同玉米品種對氮肥施用方法的反應有異 (Teare nd Wright, 1990)，但如能瞭解臺農一號玉米品種與氮素累積有關的性狀，配合土壤分析資料，應有可能提高其氮素利用效率，降低生產玉米時之氮肥用量，有益於降低生產成本及環境保育。

1991 年試驗於吐絲期間拔使株距自 11 cm 增大爲 22 cm，至吐絲後第 8 日第一次取樣時，玉米植株的營養生長量有顯著差異，但成熟期之子粒產量相同，顯示吐絲期之間拔處理及營養生長量對產量的影響並不顯著 (表 6)。1992 年試驗於雄穗分化始期及吐絲期分別將株距自11 cm 增大爲 22 cm，三個處理 (11-11-22、11-22-22 及 22-22 -22，見表 6) 在吐絲期的營養生長量各異，成熟期的子粒產量僅以 22-22-22 高於 11- 22-22 處理，間拔處理與吐絲期營養生長量對產量的作用多不明顯。推究其直接原因，吐絲期植株乾物質與氮素累積量較低之處理，在子粒充實全期表現較佳的同化能力，可能爲田間透光度 (light transmission rate) 升高的結果 (Frey, 1981)。

Corke and Kannenberg (1989) 指出玉米在吐絲期以前如果能具有較佳的營養生長，可以經由提高子粒數目而表現增產效應；本試驗於吐絲期以間拔方式將株距自 11 cm增大至 22 cm，與播種時株距即爲 22 cm 之處理比較，一穗粒數都顯著降低 (表 6)，顯示吐絲期的營養生長量的確有影響積儲容積的可能。但是在百粒重與一穗粒數兩項產量構成因子間具有互補作用，假如供源充足，並不一定影響產量；曹等 (1990) 以控制授粉方式使臺農三五一號玉米一穗子粒數目減少約 30% ，即曾發現平均百粒重可提高 22% ，因而降低減產之幅度。

玉米植株在子粒充實初期 (吐絲後 0-24 日) 所生產的乾物質，大致平均分配於子粒及果穗其他部位，僅有少量累積於營養器官 (表 7)。此一階段是子粒生長遲滯期，穗軸同時快速生長與伸長，有助於增加一穗粒數。Reed et al. (1988) 於玉米吐絲期施以遮蔭處理，導致子粒嚴重不稔實現象，認爲是光合成物質供應不足的結果；Schusslerand Westgate (1991) 以斷水及遮蔭處理降低玉米於吐絲後三週內的光合成能力，也指出一穗子粒數目呈比例下降。兩項報告均認爲子粒充實初期光合能力可以影響一穗粒數，本試驗發現在吐絲後 24 日內，臺農一號玉米具有很高的乾物質生產能力，但得以分配至營養器官的乾物量極少，是否顯示供源能力在子粒充實初期即有不足的可能，值得注意。

王等 (1989) 與魏等 (1994) 在玉米吐絲與成熟期分析非構造性碳水化合物濃度或乾物質分配性狀，指出在臺灣中部地區栽培秋作玉米，供源能力都顯著超過積儲需求，但並

未詳細分析不同充實階段的表現。本試驗結果顯示苞葉與穗軸於子粒充實初期的生長極爲快速，可能與子粒競爭光合產物(表7)，但對實際產量是否具有影響，有再予考量的必要。玉米果穗的子粒數目及子粒內胚乳細胞數目在充實前期被決定(Duffus and Cochrane, 1982；Ou-Lee and Setter, 1985)，假設本試驗中多數處理植株在子粒充實初期並無多餘的乾物質可累積於莖稈，但子粒的積儲強度不高，除子粒外，乾物質主要集中於苞葉及穗軸，在以整個果穗爲主要積儲器官的前提下，對產量的影響可能並不明顯，亦即並不能據以確定供源能力不足以因應子粒充實需要或導致減產。

各處理中僅有之例外爲11-11-22處理，在子粒充實初期累積的乾物量超過其他所有處理(表7)，這些乾物質平均的分配於子粒、苞葉與穗軸及莖稈等三個部位；此一處理植株在吐絲期所含的乾物量最低(表6)，一穗穎花數可能因而較少，但吐絲後具有較大的生長空間(株距由11 cm增大至22 cm)，在供源充足的情況下，有助於維持一穗粒數，裨益產量表現(Edmeades and Daynard, 1979；Hawkins and Cooper, 1981)。

子粒在充實中期對乾物質的需求量最高，依據表7資料，吐絲期營養生長量較低的植株(11-11-11、11-11-22及11-22-22處理)，在此一期間的全株乾物質增加量，顯著低於子粒所累積的乾物量，表示碳水化合物自其他器官再轉移至子粒(Setter and Flannigan, 1986；Simmons and Jones, 1985)，並以源於苞葉的再轉移爲主，莖稈居次，穗軸部位的乾重變化並不明顯(資料未列出)。至於吐絲期營養生長量即已較高的植株(22-22-22及22-22-44處理)，子粒充實中期的光合成能力旺盛，所生產的乾物質除供應子粒充實需求外，仍有部份分配於莖稈與穗軸(表7)，其供源能力充裕，與前述三個處理的表現不同。

玉米子粒在直線充實期以後，仍然以較低之速率累積乾物質(Frey, 1981)。本試驗中全株及子粒的乾物重在充實後期(吐絲後48-65日)持續增加(表7)，最值得注意的是11-11-22處理，在此一期間保有極高的全株乾物質生產能力及子粒充實速率，可能爲具有較佳的受光態式而延緩葉片老化(Hashemi-Dezfouli and Herbert, 1982；Tollenaar and Daynard, 1982)，或因一穗粒數降低及百粒重提高(表6)而使子粒有效充實期延長(Poneleit and Egli, 1979)的結果。

玉米植株在不同子粒充實階段的現行同化氮素量均不足以供應各積儲部位的需要，Harder et al. (1982)發現葉片施肥亦未能改變此一趨勢。玉米在充實初期依序以子粒及穗軸爲主要積儲，莖稈與葉片同爲爲再轉移性氮素的主要來源；充實中期再轉移性氮素量的多寡，依序爲穗軸、葉片、莖稈與苞葉；充實後期則葉片幾乎爲唯一之再轉移性氮素來源(表8，部份資料未列出)。上述結果顯示在吐絲至成熟期間，玉米植株各器官氮素含量的動態變化，似有一定的距離性及功能性方向。穗軸與苞葉可視爲再轉移性氮素的中繼或暫時儲存器官，對產量生理的意義可能較低，目前也缺少可資參考的研究資料。Swank et al. (1982)指出葉片在吐絲期以後，莖稈則自吐絲後12日開始，都持續將所含之氮素轉移至子粒，本試驗則發現除子粒以外，苞葉與穗軸顯然也是子粒充實初期的氮素積儲器官。

經計算本試驗中子粒乾物質與氮素累積量之間的比值，發現在充實前期較低(小於50)，充實中、後期則顯著較高(大於70)，亦即充實前期的氮素相對累積速率高於乾物質相對累積速率；玉米子粒中的含氮化合物以zein蛋白質爲主，其含量多寡具有調節子

粒累積醣類與乾物質的功能 (Tsai et al., 1984)；但是 Swank et al. (1982) 分析玉米子粒乾物質與氮素累積速率的比值，卻未能發現一定關係，因此認爲累積碳水化合物與氮素的過程是互相獨立的。在這一方面，本試驗結果肯定充實前期與充實中、後期的表現有異，又於栽培密度處理間有頗爲一致的表現，對子粒乾物質累積性狀而言，應仍具有特定的意義，有待深入探討。

Moll et al. (1982) 以玉米子粒產量 (Gw) 與施用氮素肥料量 (Ns) 之比值代表氮素利用效率 (表 9)，由於田間栽培之玉米植株所能吸收的肥料氮素量，受環境條件與肥料種類的影響極大，其實用意義尙有爭議。本試驗中各處理之單位面積產量與氮素累積量都因密植栽培而提高，氮素利用效率及其組成因子氮素吸收效率 (Nt/Ns) 因而表現相同的趨勢；但是植株每一單位氮素含量所能生產的子粒 (Gw/Nt) 與乾物質 (Tw/Nt) 在處理間多無顯著差異 (表 9)，顯示栽培密度雖可能改變葉面積、葉片立體結構等與光合成有關的性狀 (Williams et al., 1968)，但是並不一定改變成熟期植株體內氮素所代表的乾物質及子粒生產能力。此外，在有關氮素利用效率的其他的組成因子方面，子粒產量 (Gw) 與子粒含氮量 (Ng) 的比值，及子粒含氮量與全株含氮量 (Nt) 的比值，各處理的表現相同，前者與子粒氮素濃度有關，後者代表氮素收穫指數，都不受栽培密度的影響。綜合上述結果，推測臺農一號玉米品種在氮素吸收與利用方面，對栽培密度可以呈現較爲穩定的反應。

玉米植株在吐絲後同化的氮素量佔全株總含氮量的比值 (Na/Nt)，以密植處理較低，相對的，子粒氮素含量與植株在吐絲後同化氮素量的比值 (Ng/Na)，則以密植處理較高 (表 9)；Below et al.(1981) 指出玉米在吐絲後同化氮素的能力因基因型與環境因子而有所差異，對產量極爲重要，在謀求增產時，設法提高植株吐絲後累積氮素的能力，比提高再轉移性氮素的量更爲可行與有效。本試驗於吐絲後具有相同株距的三個處理中，以吐絲期氮素含量最低之處理 (11-11-22) 表現較高的 Na/Nt 及較低的 Ng/Na 值，能維持較高的氮素同化能力，應爲此一處理植株在子粒充實階段乾物質及子粒產量較高的原因之一。

綜合本試驗各項結果，玉米自第十二葉期以後，乾物質與氮素累積速率快速增加，並於吐絲期之前約二週達到高峰，栽培密度效應在第八葉期以後方始顯現，植株在第十二葉期至吐絲期所累積的氮素量，爲吐絲期含氮量的 80% 以上，其間第十五葉期至吐絲期的累積量即佔吐絲期含氮量的 50% 以上，可以供爲決定如何提高肥培管理效率的部份依據。玉米植株吐絲前的營養生長狀況可影響吐絲後植株累積乾物質與氮素的能力與模式，吐絲前營養生長量如較低，則子粒充實期間具有較高的生長速率，呈現補償作用。玉米在子粒充實初期的光合產物平均分配於子粒及果穗其他部位，並以疏植條件下的競爭現象最爲明顯，此一階段爲決定一穗粒數與積儲容積的重要時期，有必要探討光合物質的生產與分配及環境的影響，以瞭解影響玉米產量表現的因子。玉米植株在子粒充實期間的氮素供源嚴重不足，但間拔疏植處理植株仍具有較高的氮素同化能力，顯示此一性狀具有變異性，如能經由改變栽培方法與環境因子而加以改善，對穩定玉米子粒產量將有助益。

致　　謝

本計畫承農業委員會補助部份經費 (81

農建-12.2-糧-47-3 及 82 科技-2.1-糧-33-3)，謹致謝意。

引用文獻

1.王強生、王碧玉、劉大江。1988。玉米對溫度與光週期之生長反應。中華農業研究 37：379-388。

2.王強生、林淑雰、劉大江。1989。玉米產量及相關生理性狀對栽培密度的反應。刊載於「玉米生理遺傳與育種研討會論文集」(謝昱暲、劉大江、朱德民、黃懿秦合編)。中央研究院植物研究所專刊第 7 號，第 99-118 頁。臺北市。

3.曹紹徽、王強生、劉大江。1990。控制授粉對玉米臺農 351 號果穗及子粒生育性狀的影響。中華農業研究 39：165-173。

4.魏夢麗、姜義展、陳烈夫、劉大江。1994a。玉米營養生長期光合物質及氮素累積性狀與產量間關係之研究。中華農業研究 43：143-154。

5.Beauchamp, E. G., L. W. Kannenberg, and R. B. Hunter. 1976. Nitrogen accumulation and translocation in corn genotypes following silking. Agron. J. 68:418-422.

6.Below, F. E., L. E. Christensen, A. J. Reed, and R. H. Hageman. 1981. Availability of reduced N and carbohydrtes for ear development in maize. Plant Physiol. 68:1186-1190.

7.Bullock, D. G., F. W. Simmons, I. M. Chung, and G. I. Johnson. 1993. Growth analysis of corn grown with or without starter fertilizer. Crop Sci. 33:112-117.

8.Corke, H. and L. W. Kannenberg. 1989. Selection for vegetative phase and actual filling period duration in short season maize. Crop Sci. 29:607-612.

9.Cross, H. Z. 1990. Selection for rapid leaf expansion in early- maturing maize. Crop Sci. 30:1029-1032.

10.Duffus, C. M. and M. P. Cochrane. 1982. Carbohydrate metabolism during cereal grain development. In: The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination (A. A. Khan, ed.). pp. 43-66. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.

11.Edmeades, G. O. and T. B. Daynard. 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. Can. J. Plant Sci. 59:585-601.

12.Frey, N. M. 1981. Dry matter accumulation in kernels of maize. Crop Sci. 21:118-122.

13.Genter, C. F., G. D. Jones, and M. T. Carter. 1970. Dry matter accumulation and depletion in leaves, stems and ears of maturing maize. Agron. J. 62:535-537.

14.Hanway, J. J. 1962. Corn growth and composition in relation to soil fertility. II. Uptake of N, P, and K and their distribution in different plant parts during the growing season. Agron. J. 54:217-222.

15.Harder, H. J., R. E. Carlson, and R. H. Shaw. 1982. Corn grain yield and nutrient response to foliar fertilizer applied during grain fill. Agron. J. 74:106-110.

16. Hashemi-Dezfouli, A. and S. J. Herbert. 1992. Intensifying plant density response of corn with artificial shade. Agron. J. 84: 547-551.

17.Hawkins, R. C. and P. J. M. Cooper. 1981. Growth, development and grain yield of maize. Exp. Agric. 17:203-207.

18. Moll, R. H., E. J. Kamprath, and W. A. Jackson. 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. Agron. J. 74:562-564.

19. Muldoon, J. F., T. B. Daynard, B. van Duinen, and M. Tollenaar. 1984. Comparisons among rates of appearance of leaf tips, collars, and leaf area in maize (*Zea mays* L.). Maydica 29:109-120.

20. Ou-Lee, T. M. and T. L. Setter. 1985. Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on starch-synthesis enzymes and accumulation of sugars and starch. Plant Physiol. 79:852-855.

21. Poneleit, C. G. and D. B. Egli. 1979. Kernel growth rate and duration as affected by plant density and genotype. Crop Sci. 19: 385-388.

22. Reed, A. J., G. W. Singletary, J. R. Schussler, D. R. Williamson, and A. L. Christy. 1988. Shading effects on dry matter and nitrogen partitioning, kernel number, and yield of maize. Crop Sci. 28:819-825.

23. Russelle, M. P., R. D Hauck, and R. A. Olson. 1983. Nitrogen accumulation rates of irrigated maize. Agron. J. 75:593-598.

24. Schoper, J. B., R. R. Johnson, and R. J. Lambert. 1982. Maize yield response to increased assimilate supply. Crop Sci. 22:1184-1189.

25. Schrader, L. E. 1984. Functions and transformations of nitrogen in higher plants. In: Nitrogen in Crop Production (R. D. Hauck, ed.). Amer. Soc. Agron., Madison, Wisc.

26. Schussler, J. R. and N. E. Westgate. 1991. Maize kernel set at low water potential. II. Sensitivity to reduced assimilates at pollination. Crop Sci. 31:1196-1203.

27. Setter, T. L. and B. A. Flannigan. 1986. Sugar and starch redistribution in maize in response to shade and ear temperature treatment. Crop Sci. 26:575-579.

28. Simmons, S. R. and R. J. Jones. 1985. Contribution of presilking assimilate to grain yield in maize. Crop Sci. 25:1004-1006.

29. Swank, J. C., F. E. Below, R. J. Lambert, and R. H. Hageman. 1982. Interaction of carbon and nitrogen metabolism in the productivity of maize. Plant Physiol. 70:1185-1190.

30. Teare, I. D. and D. L. Wright. 1990. Corn hybrid-starter fertilizer interaction for yield and lodging. Crop Sci. 30:1298-1303.

31. Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988. Responses of maize to plant population density. I. Canopy development, light relationships, and vegetative growth. Agron. J. 80:930-935.

32. Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1982. Effect of source-sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize. Can J. Plant Sci. 62:855-860.

33. Tollenaar, M., L. M. Dwyer, and D. W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. Crop Sci. 32:432-435.

34. Tsai, C. Y., D. M. Huber, D. V. Glover, and H. L. Warren. 1984. Relationship of N deposition to grain yield and N response of three maize hybrid. Crop Sci. 24:277-281.

35. Wang, C. S., C. C. Chen, and D. J. Liu. 1990. Growth response to various cultural practices of corn grown in paddy fields. Tech. Bul. No. 120. Food & Fert. Tech. Center, Taipei. 15p.
36. Williams, W. A., R. S. Loomis, and C. R. Lepley. 1965. Vegetative growth of corn as affected by population density. I. Productivity in relation to interception of solar radiation. Crop Sci. 5:211-215.
37. Williams, W. A., R. S. Loomis, and C. R. Lepley. 1965. Vegetative growth of corn as affected by population density. II. Components of growth, net assimilation rate and leaf-area index. Crop Sci. 5:215-219.
38. Williams, W. A., R. S. Loomis, W. G. Duncan, A. Dovrat, and F. Nunez. 1968. Canopy architecture at various population densities and the growth and grain yield of corn. Crop Sci. 8:303-308.

Accumulation of Dry Matter and Nitrogen in Relation to Grain Yield in Corn

Yih-Jan Jiang, Lit-Fu Chan, Meng-Li Wei, and Dah-Jiang Liu

Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng, Taichung,
Taiwan 41301, Republic of China

Information pertaining to the growth characteristics of corn during vegetative growth is limited. The purpose of this study was to investigate the pattern of dry matter and N accumulation from sowing to silking and its impact on grain yield for corn hybrid Tainung 1. Field experiments were conducted in the fall crops of 1991-1993 with a row spacing of 75 cm. Within - row spacings were 11, 22, and 44 cm, and the spacings were altered by thinning the stand at either tassel initiation or silking stage. The effects of spacing on dry matter and N accumulation were not significant until the 12- leaf stage. From the 12th leaf stage to silking, the amounts of dry matter and N accumulation by the plants accounted for 80-92% and 69-86%, respectively, of the accumulation at silking stage. The ratio between dry matter and N accumulation remained the same among plant spacing treatments, indicating the amount of dry matter production per unit of N was less affected by environmental factors. Dry matter accumulated from silking to 24 days after silking was partitionedrather evenly between kernels and other portions of the ear. Those plants with less vegetative growth at silking tended to have higher dry matter and N accumulation during kernel filling. In most treatments, the rate of N accumulation of the whole

plant was lower than that of the kernels. The N use efficiency was increased by increasing the population density, presumably the result of enhanced N uptake efficiency. The performance of the components of N use efficiency was not affected significantly if the amounts of dry matter and N of corn plants were different at silking stage. Experimental results indicate that physiological activities during kernel filling of corn Tainung 1 was related to the vegetative growth condition, and the buffering capacity it exerted helped to stable kernel yield under unfavorable environmental conditions during the vegetative growth period.

雜草逆境對不整地栽培玉米生育之影響

楊　純　明
臺灣省農業試驗所農藝系

摘　要

臺灣地區玉米的種植面積、單位產量、及生產總量自光復以來即逐年的增加，近年來已成爲最主要的雜糧作物。玉米在生育的過程中必將遭遇許多逆境，而雜草的發生與干擾是無可避免的一項。爲求穩定玉米的生產，除了應持續遺傳育種研究以改進品質、產量及對環境的適應性外，更應思謀改善其生產環境，減少或避免逆境效應，以充分發揮其作物之生產潛能。不整地栽培是因應降低生產成本的一項對策，從而提高玉米生產的經濟效益。欲行不整地栽培，當首先瞭解已存在於田區自然繁衍的雜草族群的干擾效應及除草成效，方能據以研擬雜草管理策略。本文綜合近年來的研究成果，以陳述雜草逆境對不整地栽培玉米生育的影響，同時兼述雜草干擾時期及雜草量與玉米產量之關係，期能有助於改進不整地玉米田的雜草管理。

關鍵詞: 雜草逆境、干擾、不整地栽培、玉米、生育。

前　言

臺灣地區玉米種植面積自光復以來即逐年的增加，從 1945 年的 2,115 公頃至 1989 年的 82,858 公頃達到最高峰，近年來約維持在八萬公頃上下 (表一)。單位面積產量亦呈增加趨勢，1945 年每公頃產量僅 846 公噸，至 1993 年則提高爲4,506 公噸/公頃。因此，總產量隨之增加；在 1945-1993 年的四十九年間，產量自 1,789 公噸升至 346,210 公噸，增加約 194 倍。由以上臺灣農業年報的統計數字顯示，臺灣地區的玉米生產緊隨著農業科技的發展與民生的需求而成長，並因此成爲最主要的雜糧作物。然而玉米是否業已發揮其應有之生產潛能呢？此一問題值得吾人深思、探討。

作物的生產，是其生產潛能與環境限制妥協的結果，亦即作物遺傳組成與環境因子交感後的表現。廣義的作物生育環境包括氣候、土壤、病蟲害、雜草、及人爲管理措施等，每一項因子均可能密切關係著作物生產的每一環節，乃至影響其最終的產量與品質。爲求穩定作物的生產，除了應持續遺傳育種研究之外，更須積極進行逆境適應性的探討，據以減少或避免逆境效應，充分發揮作物之生產潛能。楊 (1994) 具體的指陳今後玉米生

Table 1. Cultivated hectarage, unit area production and total yield of corn in Taiwan from 1945 to 1993.

Year	Cultivated hectarage (ha)	Index (%)	Unit area production (ton/ha)	Index (%)	Total yield (ton)	Index (%)
1945	2, 115	100	846	100	1, 789	100
1946	4, 643	220	1, 634	193	7, 586	424
1947	3, 859	182	2, 093	247	8, 075	451
1948	4, 034	191	1, 861	220	7, 507	420
1949	3, 863	183	1, 364	161	5, 271	295
1950	5, 013	237	1, 319	156	6, 610	369
1951	5, 246	248	1, 245	147	6, 530	365
1952	5, 115	242	1, 365	161	6, 981	390
1953	5, 654	267	1, 438	170	8, 129	454
1954	8, 602	407	1, 295	153	11, 143	623
1955	8, 337	394	1, 125	133	9, 380	524
1956	7, 716	365	1, 372	162	10, 586	592
1957	7, 645	361	1, 213	143	9, 275	518
1958	9, 258	438	1, 331	157	12, 320	689
1959	11, 566	547	1, 477	175	17, 084	995
1960	13, 854	655	1, 495	177	20, 717	1158
1961	3, 248	154	1, 772	209	27, 091	1514
1962	18, 357	868	1, 976	234	36, 265	2027
1963	19, 892	941	1, 797	212	34, 528	1930
1964	20, 557	972	2, 103	249	42, 100	2353
1965	18, 704	884	2, 207	261	41, 079	2296
1966	22, 328	1056	2, 324	275	51, 639	2886
1967	24, 011	1135	2, 669	315	64, 082	3582
1968	21, 386	1011	2, 407	285	51, 485	2878
1969	19, 265	911	2, 352	278	44, 781	2503
1970	22, 641	1070	2, 536	300	57, 416	3209
1971	22, 287	1054	2, 551	302	56, 819	3176
1972	25, 759	1218	2, 740	324	70, 532	3943
1973	30, 667	1450	2, 757	326	84, 175	4705
1974	40, 736	1926	2, 758	326	107, 098	5986
1975	49, 717	2351	2, 773	328	137, 880	7707
1976	41, 421	1958	2, 758	326	114, 214	6384
1977	36, 236	1713	2, 635	311	95, 001	5310
1978	37, 135	1756	2, 899	343	107, 169	5990
1979	33, 953	1605	2, 912	344	98, 514	5507
1980	40, 373	1909	2, 878	340	115, 141	6436
1981	35, 781	1692	2, 730	323	96, 226	5379
1982	39, 126	1850	3, 028	358	118, 419	6619
1983	43, 691	2066	3, 289	389	143, 165	8003
1984	52, 604	2487	3, 638	430	189, 855	10612
1985	62, 535	2957	3, 667	433	226, 010	12633
1986	76, 762	3629	3, 628	429	271, 660	15185
1987	79, 327	3751	3, 878	458	306, 902	17155
1988	82, 162	3885	3, 913	463	321, 194	17954
1989	82, 858	3918	4, 063	480	328, 543	18365
1990	81, 773	3866	4, 172	493	339, 436	18974
1991	76, 677	3625	4, 327	511	321, 322	17961
1992	77, 217	3651	4, 431	524	338, 804	18938
1993	77, 323	3656	4, 506	533	346, 210	19352
Total	1, 523, 029		121, 547		4, 933, 738	
Average	31, 082		2, 481		100, 689	

Data adapted from Taiwan Agricultural Yearbook, 1945-1993.

產的不二方向爲提高其經濟效益，此點可分從改善玉米的品質與產量、栽培環境、及生產成本等三方面著手。此外，爲因應我國加入國際關貿總協定 (GATT) 或未來的國際貿易組織 (WTO) 所面臨的進出口開放，目前似僅有食用玉米爲可行的研發途徑。無論如何，解決栽培環境中的雜草問題極爲重要，不僅關係生產成本,更影響玉米的產量與品質。

雜草，是栽培作物以外非種植目的的植物，其存在具有空間與時間上認知的意義與特性。田間自然繁衍的雜草可對作物生產過程產生干擾，造成產量的減少、品質的降低、及收穫上的妨礙，使農民因而遭致經濟上的損失。由臺灣農業年報的資料，臺灣地區的農戶 1993 年用掉價值高達 14 億元的 18,400 公噸殺草劑 (表二)，若加上其他玉米生產所必需諸如種子、肥料、殺蟲與殺菌劑、能源及勞力等費用，土地、收後處理、儲存及運銷等成本，將使生產玉米不敷經濟利益。因此殊有必要加强試驗研究，瞭解雜草干擾對玉米的影響，研擬雜草防除與管理方案，以改進玉米栽培環境、降低生產成本。

昔日的雜草防除，是以徹底去除雜草爲目標，多以低成本的化學學藥劑 (殺草劑) 爲主要方法。隨著環保意識的高漲、觀念的更新及科技的進步，今日的雜草防除則以管理爲出發點，實施予綜合雜草防除技術 (integrated weed control technique)，講求生態的平衡、殘毒的降低、及農業的永續經營，同時也壓低除草花費及藥劑用量，避免噴藥對環境的污染及對人體健康的傷害。據此，楊 (1994) 曾撰文闡述在不整地及整地栽培狀況下，最適的雜草管理策略，以獲得合理的玉米生產。由於降低生產成本爲目前玉米栽培首要考量因素之一，而不整地栽培又爲可行之栽培方式，本文因此將綜合近幾年的研究成果,深入說明雜草逆境對不整地栽培玉米生育的影響，同時兼述雜草干擾時期及雜草量與玉米產量之關係，期能有助於改進不整地玉米田的雜草管理。

Table 2. The consumption and value of herbicides used in Taiwan in 1993.

Item	Consumption (ton/year)	Index (%)	Value (NT $ 1,000)
Herbicides	18, 362	47	1, 393, 535
Insecticides	16, 657	43	1, 863, 363
Fungicides	3, 027	8	779, 369
Others	639	2	169, 711
Total	38, 685	100	4, 205, 978

Data adapted from Taiwan Agricultural Yearbook, 1993.

玉米田常見之雜草

田間自然繁衍之雜草族群相當的複雜，受到該地原始草相、耕作歷史、氣候變遷、地理特性、及人爲活動等因素的影響而改變。因此，不同地區互異的草相是可以預期的，換言之各地皆有其獨特的雜草族群與分佈。文獻中針對本省玉米田草相調查者並不多見，早期林 (1968) 所做的調查顯示，禾本科、莧科、菊科、馬齒莧科、莎草科、及大戟科等六類爲最主要的雜草。其後蔣和呂 (1987) 在雲林、嘉義、臺南、花蓮、及臺東等五縣進行多點逢機調查，發現以禾本科、莎草科、菊科、及闊葉雜草較爲多見，尤其是禾本科及闊葉草類。近年楊等 (1993a,b) 在臺灣省農業試驗所農場 (臺中縣霧峰鄉) 1991-1993 年栽培季節的調查結果，則以禾本科及莎草科雜草爲玉米田主要草類。

根據上述資料的分析，顯示一有趣的現

象，即出現於玉米田的主要雜草自 1967 年至 1993 年之間並未極顯著的改變。雖然可能是一年生或多年生的雜草，然其主要種類則有限，仍以禾本科、莎草科、菊科、及闊葉雜草類較多。支持此論點固需要佐證予長期的、多地區與多地點的調查，惟此現象若屬實將有利於玉米田雜草管理策略之研擬，因為單純的草相畢竟較複雜者易於控制。

雜草逆境的干擾效應

田間所出現的雜草從負面的角度來看，可引起視覺感官上的不愉快，可能產生不利人體健康的問題，更可造成農作物的經濟損失。對農作物而言，幾乎作物的全生育過程均會受到雜草的影響。儘管作物已經是收穫了，收穫物仍可能參混雜草種子或植體碎裂物，帶來後處理的困擾、降低收穫物的價值 (Anderson and McWhorter, 1976)。若含著有毒物質，將傷害食用的動物。在農業生產層面，管理田間的雜草花費也相當的龐大，相關的耕犁、殺草劑、人工及其他措施的費用都必須計算在內。

當作物與雜草共同生活於可相互影響的空間內，即可發生交感作用，諸如: (1) 兩者彼此競爭自然資源 (所謂競爭作用, competition or competitive interference)，(2) 一方產生相剋物質毒害對方的生長 (即相剋作用，allelopathy or allelochmical interference)，(3) 一方寄生於對方植體上 (稱為寄生干擾，parasitic interference)，或 (4) 一方成為食草動物或微生物之中間寄主，形成間接干擾 (indirect interference)(Stoller et al., 1987)。作物受到雜草的干擾，輕者出現生長的阻滯，嚴重時產量與品質都可能受到影響。本文所討論內容係前兩項綜合交感所造成的結果，並不予區分個別干擾效應。

雜草逆境對玉米生育的影響

一、生長的阻滯

在田間狀況下，雜草逆境對作物生長的影響，端視雜草種類、族群密度、干擾時期、及作物的生育狀態而異，同時也因人為管理措施而有不同。以不整地栽培的玉米而言，玉米植株高度及葉片數並未因田間自然繁衍的雜草族群干擾而顯著改變，葉面積及葉重則減少 (Yang et al., 1993a); 尤其當播後 6 週仍未實施除草處理時，差異將急劇擴大 (Yang et al., 1993a)。Hall et al. (1992) 亦指出雜草的干擾不僅降低單一葉片面積的擴張，也加速玉米植株下位葉的老化。葉面積的減少表示植株可行光合作用容積 (capacity) 及截取日照輻射能面積的降低，使乾物質生成產能未得充分發揮，因供源 (source) 不足積儲 (sink) 的需求，致生長與產量受到限制。在大豆上的試驗，也得到相同的結果 (Shibles and Weber, 1965)。由之顯示出田間已建立的雜草族群將對玉米的幼株形成極大的生長干擾，若遲至播後 6 週仍未行雜草防除措施，生長及產量的限制是可預期的。

二、發育的影響

玉米植株發育的進展似未因雜草干擾而延緩，即其抽穗吐絲期及收穫適期未出現明顯的遲鈍，達 50% 抽穗、吐絲的時間差異僅 3 日左右 (Yang et al., 1993a)。雖然如此，不整地栽培將使玉米植株建立受損，收穫時有效植株百分比降至 64-85% ，而且不整地狀況所實施的除草處理並不能增進有效植株百分比 (Yang et al., 1993a) 。此種幼苗出土及建立的挫折，乃不整地栽培先天上的限制。因此，選擇種子活力高、苗期生長旺盛品種，將有利於不整地栽培玉米幼株的建立。若加上具有對藥劑的高忍受力，更能配合田間實

際操作的需要，頗值得吾人開發、研究。

三、產量的限制

由於行不整地玉米栽培時雜草原已存在於田間，可以預見在此一栽培環境下玉米的產量將低於整地玉米栽培者 (Yang et al., 1993a,b)，惟予以適期的除草仍可獲得符合經濟效益的合理產量。圖一顯示，玉米籽粒產量確實隨著雜草干擾時期延長而遞減，具有線性關係。雖然玉米田雜草種類科屬有限，但族群的分佈、數量及出現時期仍有不同，加上氣候與土壤條件的差異，將改變玉米的營養與生殖生長，而且使產量潛能受到限制。根據圖中減產趨勢，仍可以清楚的瞭解干擾時期對玉米產量之影響。在 1991-1994 年的栽培季節 (Yang and Lu, 1994) 不整地田間雜草的全期干擾可造成秋作玉米籽粒減產至 33% ，春作玉米則達 56% ，顯示雜草干擾對產量影響之嚴重性及除草之必要性。再由此試驗資料，一般而言若在播後 4-6 週仍不行除草，玉米籽粒產量將明顯下降; 換言之，不整地玉米栽培所能容忍的雜草干擾時期約爲 4-6 週，超過播種後4-6 週未予除草將致顯著減產 (P ≦ 0.05)。

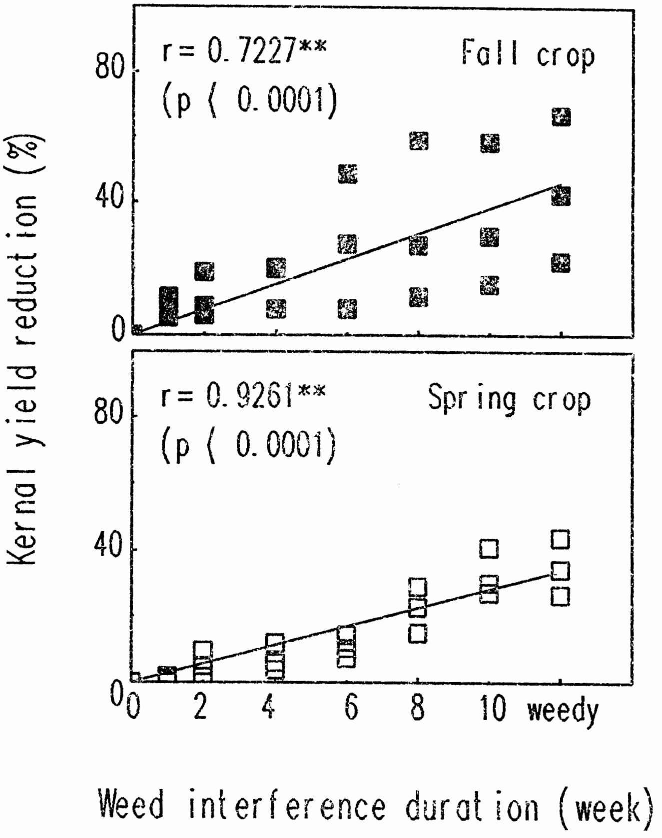

Fig. 1. The influence of increasing weed interference duration on corn (*Zea mays* L. cv. Tainung No.1) yield reduction in 1991-1994. Fall crop: 1991-1993, spring crop: 1992-1994. (Adapted from Yang and Lu, 1994)

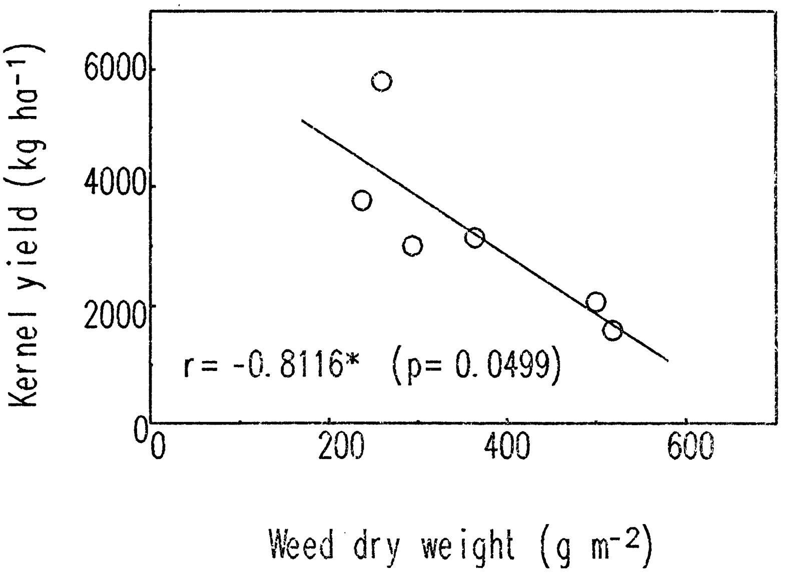

Fig. 2. The influence of increasing weed dry weight on corn (*Zea mays* L. cv. Tainung No.1) yield in 1991-1994. Fall crop: 1991-1993，spring crop: 1992-1994. (Adapted from Yang and Lu, 1994)

四、雜草量之效應

不同種類雜草具有不等的干擾能力，其出現與存在於田區的時間也不盡相同，因此一特定環境下生長的玉米受到雜草干擾後的表現自然有別。除了前述干擾時期長短可造成玉米生長與產量上的差異外,雜草族群密度(或雜草量)的高低亦可形成不等程度的干擾效果。Stoller et al. (1987) 分析了 18 種個別雜草族群密度對大豆造成的減產作用，雖然草類不同，但是產量隨著密度升高而遞減的趨勢是一致的。在不整地田區出現的雜草族群有多有寡(楊，1994)，然而雜草總量的高低仍對玉米產量具有不等層次的影響。Yang and Lu (1994) 即發現玉米籽粒產量受到田間雜草量高低的影響，呈現直線相關，在 200-600 g/m^2 範圍內雜草量愈高產量愈低。因此，如何降低雜草族群的密度，亦爲不整地玉米栽培的一項重要課題。

至於採行何種除草措施(如藥劑、機械、人工等)及策略成效較佳，則需依照當時狀況做個案的處理。若逕於播種前實施藥劑處理除草,需考慮田區草相，噴施藥劑種類與劑量，以及其殘毒對玉米種子發芽出土的影響等，非屬本文所探討之範圍。若於播後施予藥劑防除，當依雜草種類、密度、及年齡選用合適的萌後殺草劑，再視氣候變化調整藥量與噴施次數。然而，由前述必須於播後 4-6 週前執行噴藥處理的結論，由於此時的玉米植株仍矮小，噴藥同時若未予遮蔽措施使玉米直接接觸藥劑，將影響玉米生長與產量 (Yang et al., 1992)，故應採取適當的噴藥作業及遮蔽措施，避免危及主作物玉米。

結　語

作物生育的過程可能會遭遇到許多逆境，其中雜草的發生是無可避免的。爲求降低生產成本所行的不整地栽培，田區自然繁衍之雜草族群原已存在，無法視而不見。而由本文的文獻回顧可以瞭解雜草干擾對玉米生育的嚴重影響，因此適當的雜草管理策略是必需的。但是作爲不整地栽培的田區，在休耕之前仍宜稍做處理，以減少滋生的雜草密度，尤其應該避免高大粗壯的草類產生。播種之前先行酌予去除田區上的雜草，則可促進播種作業及幼苗的生長，減少玉米生育期間雜草的蔓延，值得採行。

不整地栽培下除了必要的雜草防除 (包括物理、化學、機械及人工等除草措施) 之外，尙有很多人爲栽培管理方法可以達到降低雜草族群的目的，減輕環境的污染，增加作物的競爭能力。舉例而言，(1) 選育合適的品種，如高種子活力以强化幼苗之建立，耐或抗殺草劑特性以利藥劑的噴施，以及高環境適應力以增進對自然資源的競爭等。(2) 改進栽培方式，如選用適當耕犁作業以破壞雜草繁衍環境與在土層剖面的分佈，採水旱田或旱作物間輪作以削減土壤內雜草種原與改變環境生態，以及調整行株距與灌溉以減少雜草生活空間等。(3) 改善播種管理，如增加播種量以鞏固作物族群，改變栽植期以避開雜草生長適期，以及選擇適宜的肥料以加强作物的生長效率等。

雖然田間發生的雜草種類絕對不止一種，而且每一種雜草對作物的干擾能力不一，但是雜草逆境的克服對農作栽培則是必要的。本文闡述了混合雜草族群的綜合干擾效應對玉米生育的影響，卻猶有更多未知的問題亟待探討、瞭解，如個別雜草種類干擾的機制、雜草與玉米間的競爭關係、及不同除草方法的效果等，這些都是研擬實際可行的雜草管理策略必需的資訊。果若能發展出一套具體有效的管理模式溶入玉米生產系統中，將對延續臺灣地區玉米生產有很大助益。

誌　謝

本文研究部份承行政院農業委員會經費補助 (81-農建-12.2-糧-47(4)，82-科技- 2.1-糧-33(4)，及83-科技-2.1-糧-11(4))，特以致謝。作者並藉此向本系盧煌勝博士所提供的協助及對計畫的支持，表示由衷的感謝。

引用文獻

1. 林正義。1967。臺灣耕地之雜草 (第一卷)，第 38 頁。臺灣大學農學院農藝系，臺北市。
2. 楊純明。1994 。玉米田之雜草管理。刊載於「雜糧作物保護研討會專刊」(葉忠川、葉瑩、曾清田主編)，第 99-114 頁。雜糧作物保護研討會 (1993 年 12 月20-22 日)，臺南市。
3. 臺灣省政府農林廳。1945-1993。臺灣農業年報。南投縣中興新村。
4. 蔣永正、呂理燊。1987。臺灣玉米田草相及雜草防治。中華民國雜草學會會刊 8:1-13.
5. Anderson, J. M. and C. G. McWhorter. 1976. The economics of common cocklebur control in soybean production. Weed Sci. 24:397-400.
6. Shibles, R. M. and C. R. Weber. 1965. Leaf area, solar radiation interception and dry matter production in soybeans. Crop Sci. 5:

575-577.
7. Stoller, E. W., S. K. Harrison, L. M. Wax, E. E. Regnier, and E. D. Nafziger. 1987. Weed interference in soybeans (*Glycine max*). Rev. Weed Sci. 3:155-181.
8. Yang, C.-M., F. C. Chang, L.-H. Pai, H.-P. Horng, and C.-H. Liang. 1992. Effects of shielded spray of paraquat and glyphosate on the growth and yield of corn (*Zea mays* L.). J. Agric. Res. China 41:241-250.
9. Yang, C.-M., H.-S. Lu, and F.-C. Chang. 1993a. Weed interference on the growth and yield of no-tillage corn (*Zea mays* L.). J. Agric. Res. China 42:146-153.
10. Yang, C.-M., H.-S. Lu, F.-C. Chang, and C.-H. Huang. 1993b. Effects of weeding timing and the numbers of weeding practice on corn yield. Weed Sci. Bull. 14:125-136.
11. Yang, C.M. and H.-S. Lu. 1994. Yield loss in no-till corn due to weed interference and environmental impact. J. Agric. Res. China 43:391-401.

Weed Interference on the Growth and Yield of No-till Corn

Chwen-Ming Yang
Department of Agronomy
Taiwan Agricultural Research Institute Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC

With increasing cropping acreage , unit area production and total yield since 1945, corn (*Zea mays* L.) becomes the major dryland crop grown in Taiwan recently. During its growth, yet, the occurrence of weeds can cause losses by reducing yield, by lowering quality, and by hindering harvest. In 1993 , nearly 1.4 billions of New Taiwan dollars were estimated spent for controlling weeds in this crop. It is therefore a need to conduct research on the extent and causes of the losses through weed interference. Additionally it is a primary concern of corn producers in Taiwan to reduce the production costs nowadays. No-till cultivation is one of the solutions that has actually being taken for this purpose. However, the interference of the naturally occurring weed infestations on the process of corn growth should be fully understood before such practice be extensively esteemed. The objectives of this paper are to discuss the effects of weed interference on the growth and yield of no-till corn, and to describe in details the relationships between yield and the duration of weed interference and the amount of weeds occupied in the field.

Key words: Weed interference, No-till, Corn, Growth, Yield.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所專刊第49號(1995)

臺灣高粱品種改良之成就與展望

張隆仁　黃勝忠
臺灣省臺中區農業改良場

摘　要

高粱 (*Sorhgum bicolor* L. Moench) 爲臺灣重要雜糧作物之一，主要作爲飼料及釀酒原料用途。民國 82 年全省栽培面積有 25,414 公頃，年產量達 111,663 公噸，單位面積產量每公頃 4,394 公斤，主要生產地區集中在臺南、嘉義、雲林及屏東等縣，約佔全省栽培面積的 99% 。

臺灣高粱品種之改良工作開始於民國 42 年，先後於民國 45 年及 50 年育成「威士」及「海格」兩純系品種命名推廣，本省始有較大面積的栽培。民國 48 年開始進行雜交高粱育種工作，從民國 53 年至 81 年陸續育成雜交高粱臺中 1 號、2 號、3 號、臺中 5 號、臺南 1 號、臺南 6 號，對本省農業之發展貢獻良多，尤其臺中 5 號自從民國 66 年命名，迄今仍是全省之唯一推廣栽培品種。

回顧過去四十年來，臺灣高粱產業之栽培與發展，主要因素爲品種改良之成就，栽培技術之改良，雜糧作物一貫作業機械化栽培計畫及「稻田轉作六年計畫」之推行，另設有保價收購制度及實物補貼措施等政策之配合，促使高粱栽培面積及年產量等均有顯著的增加，成效卓著。惟展望未來高粱產業在面臨廢除保價收購後，由於其生產成本實難與國外進口廉價之高粱相抗衡，因此從 84 年 7 月開始暫停高粱品種改良工作。栽種高粱之農民未來將尋找何種作物轉型，使具有競爭力、低成本、能永續經營，實爲吾人須努力之方向。

關鍵詞：高粱、育種、栽培。

前　言

高粱 (*Sorghum bicolor* L. Moench) 又名蜀黍，臺灣俗名蘆黍，爲本省重要雜糧作物之一。據臺灣農業年報於民國 82 年全省高粱栽培面積有25,414公頃，年產量達111,663公噸 (表一)，僅次於玉米及落花生。主要的生產地區集中於臺南、嘉義、雲林及屏東等縣，約佔全省栽培面積的 99% ，其它縣市則較少栽培。所生產的高粱子實主要供作飼料原料及公賣局釀酒原料等用途。其中公賣局每年之收購量約爲一萬五千至二萬公噸，其餘均撥售作飼料原料。此外由於高粱飼料價

尙佳，可替代約 20% 的玉米作爲混合飼料原料，且國際進口價格低廉，可降低飼料成本，因此隨著本省畜牧業發展之需要，自民國 62 年政府開放大宗穀物進口以來，每年均大量進口高粱以補充本省飼料之不足，平均每年進口約爲 50 萬公噸左右，最高爲民國 70 年之 83 萬公噸。近年來則因國際玉米價格大幅滑落，高粱進口量才顯著的降低，如民國 82 年約僅 8 萬餘公噸。

臺灣高粱品種改良工作，迄今已有四十年之歷史，於民國 42 年，由臺中區農業改良場開始進行。先後育成許多優良品種命名推廣，對本省農業之發展貢獻良多。

本文僅就四十餘年來臺灣高粱品種改良之工作，作一回顧，供各界參考。

臺灣地區高粱之栽培與發展概況

本省之高粱栽培，於臺灣光復前後除澎湖地區有較大面積栽培外，本島僅有少數農民利用隙地零星栽植，供作養鴨飼料及利用穗部做掃帚之用，所栽培的品種爲高莖之地方種，生育日數較長，產量低，品質亦差，無經濟價值。

臺灣光復後政府爲了本省若干地區，例如中部大肚山一帶之數千公頃旱地，因無灌溉設施而土壤又差，無適當之作物可栽培，高粱因抗旱力强並對各種土壤適應性亦較大，似適宜於這些地區，因此於民國 42 年由美國引進高粱新品種，由臺中區農業改良場負責進行試驗研究，並經數年之試驗試作結果，選出較在來種抗旱而豐產之矮性新品種威士 (Westland)，於民國 45 年春作，以釀酒爲目的開始於本省推廣，從此本省始有較大面積之高粱栽培。

臺中區農業改良場於民國 48 年，由美國引進高粱雄不稔系統，開始進行雜交育種工作，經幾年之試驗研究於民國 53 年育成雜交高粱臺中 1 號及臺中 2 號，從民國 54 年開始推廣，這是本省栽培最早之雜種高粱品種 (hybrid)，但臺中 1 號及臺中 2 號兩品種於當時雖產量高，惟因植株較高、肥培管理不方便，且對溫度及日照反應較敏感，易受氣候影響，產量不穩定，致使栽培面積無法擴大，每年平均在 4,000-5,000公頃之間。爲改善這些品種缺點，再經數年之試驗研究，於民國 59 年育成矮性散穗及早熟之雜交高粱臺中 3 號，於民國 60 年開始推廣，臺中 3 號品種因矮性，肥培管理方便，產量亦高，經推廣後栽培面積有顯著增加，於民國 63 年超過 8,000公頃，可謂當時開始推廣高粱以來栽培面積最高之一年，但臺中 3 號品種隨著栽培面積之增加，病蟲害之發生亦愈嚴重，因臺中 3 號對蚜蟲及紋枯病抵抗力較差，常因氣候關係發生這些病蟲害，致嚴重影響產量，且此時廉價的高粱亦開始大量進口，公賣局之契作收購量有限，保證價格又未調整，因此農民逐漸失去信心，栽培面積亦逐年減少，所以試驗研究人員加强進行高粱抗蟲抗病育種工作，於民國 66 年育成抗蟲、抗病、半矮性且良質豐產之新品種臺中 5 號，替代臺中 3 號於全省推廣。因臺中 5 號具有上述優良特性，經推廣後受農民歡迎，此外由於本省稻米生產過剩，政府爲貫徹糧食生產計畫，輔導稻田轉作，從民國 73 年起推行「稻米生產與稻田轉作六年計畫」，高粱以每公斤 14 元之保證價格收購外，每期作每公頃補貼稻谷一公噸，使本省高粱栽培面積迅速增加，茲將歷年來之本省高粱栽培面積及生產量等列於表一。

回顧四十年來臺灣高粱的生產，其產值的變化主要是受新品種的育成與政府農糧政策推行之影響。由表一資料中顯示，本省高粱之栽培從民國 45 年開始推廣「威士」品

表一　歷年來本省高粱栽培面積、生產量及進口量(林，1990；臺灣省農林廳，1993)

年次 (民國)	種植面積 (公頃)	生產量 (公噸)	平均產量 (公斤/公頃)	進口量 (公噸)	備　　註
42	2,804	1,335	476	—	由美國引進新品種開始進行試驗
43	2,888	1,426	494	—	
44	3,082	1,070	347	—	
45	3,785	1,599	422	—	開始推廣威士 (Westland) 品種
46	3,916	3,132	800	—	
47	3,569	2,932	822	—	
48	3,685	3,282	891	—	
54	4,101	6,511	1,592	—	開始推廣臺中 1 號及 2 號品種
55	5,102	7,518	1,474	—	
56	5,072	9,540	1,881	—	
				—	
60	4,730	7,600	1,699	—	開始推廣臺中 3 號品種
61	6,107	14,772	2,419	—	
62	6,187	15,838	2,500	40,615	
63	8,087	21,921	2,711	72,688	
64	7,162	18,974	2,649	152,095	
65	3,552	9,955	2,802	254,796	
68	2,176	5,707	2,732	486,785	開始推廣臺中 5 號品種
69	2,830	9,053	3,367	406,526	
70	3,147	12,314	3,968	839,598	
71	3,614	13,240	3,679	743,345	
72	3,993	13,699	3,478	533,711	
73	7,753	32,466	4,204	596,892	開始推行「稻田轉作計劃」
74	19,023	86,627	4,558	564,410	
75	23,249	96,982	4,274	810,322	
76	22,380	103,248	4,616	726,002	
77	27,250	117,764	4,322	97,895	
78	18,056	76,513	4,237	148,136	
79	25,755	101,532	3,942	33,475	
80	26,367	110,254	4,182	65,505	
81	24,971	107,671	4,236	22,887	
82	25,414	111,663	4,394	85,763	

理至今，栽培面積由早期每年的2,800公頃增加到目前平均約2萬5千多公頃，最高曾達2萬7千餘公頃(民國77年)，單位面積產量由每公頃的400公斤增加到4,600多公斤。這段期間，更由於高粱栽培技術的改進，如一貫作業機械化栽培之推行極具成效，高粱自播種以迄收穫調製均可以機械代勞，各主要雜糧產區均普遍設有雜糧作物農機代耕中心，可代為進行播種以迄收穫調製等作業。另宿根栽培技術的應用與有效的耕作制度之設計，均為促使高粱栽培面積與產量增加的重要因素之一。政府農糧政策之影響，主要在民國73年以前僅由公賣局契作收購，收購量有限且保證價格未能有效的提高，致使農民無利可圖，導致栽培面積難於增加，但從民國73年開始政府推行「稻田轉作六年計畫」配合保價收購與實物補貼等措施，使農民種植興趣大增，乃促使高粱栽培面積急遽增加(圖一)。

臺灣高粱品種改良之成就

臺灣光復前後栽培的高粱品種為「在來種」，如澎湖白梗、掃黑黍等皆是。在來種高粱植株高大，生育期長，品質差且產量低，僅供製掃帚或做為養雞、鴨飼料，而其主要栽培於澎湖，本島僅少數農民利用隙地零星栽植，對農民收益無甚貢獻。

臺中區農業改良場於民國42年首先進行高粱品種改良的工作，後來為了利用雜種優勢特性，臺中場從民國48年起由美國引進高粱的種源中，首先找出具細胞質雄不稔基因(cms)的系統為母本(稱A系統)，因為無法產生可稔性花粉，所以必須靠其他系統之花粉才能產生種子，將具有「稔性恢復基因」的系統為父本(稱R系統)，種在母本的旁邊進行天然雜交而獲得「第一代雜交種子」，所生產的雜交種子就可以分給農民使用。經過多年的研究，育成了臺中1號、2號、3號及5號雜交高粱品種。其中臺中5號品種具有矮性、豐產、抗蟲、抗病且適應性強，品質優良適合釀酒及飼料用，能用機械來播種及收穫等各種優點，所以成為稻田轉作作物的主流。民國76年全省栽培面積為22,380公頃，平均產量每公頃為4,600公斤，總產量達10萬餘公頃，總值達14億餘元。其間臺灣大學農藝系及臺南區農業改良場亦參與高粱育種工作，先後育成數個高粱品種，且已命名推廣，供農民應用。今將所有經命名之品種介紹如后：

一、於本島及澎湖種植之威士(Westland)及海格(Hegari)品種

臺中區農業改良場經試驗選出Westland及Hegari品種，分別於民國45年及50年在本島各地及澎湖推廣，茲將此兩品種與本地當時栽培品種主要農藝特性介紹於表2。

表二 威士(Westland)及海格(Hegari)高粱品種主要農藝特性(畢與林，1979)

品種	生育日數(日)	稈長(公分)	穗長(公分)	穗重(公克)	穗型(緊散)	子實色澤	芒	千粒重(公克)	子實產量(公斤/公頃)	指數(%)
Westland	95	85	25	24	直立密	紅褐色	無	25	2,700	246
Hegair	90	128	22	22	直立密	白色黑斑	無	21	2,500	227
金門北掃	102	148	22	23	直立密	黃褐色	有	24	1,800	164
澎湖白梗	110	158	21	20	直立密	白色無	無	22	1,100	100

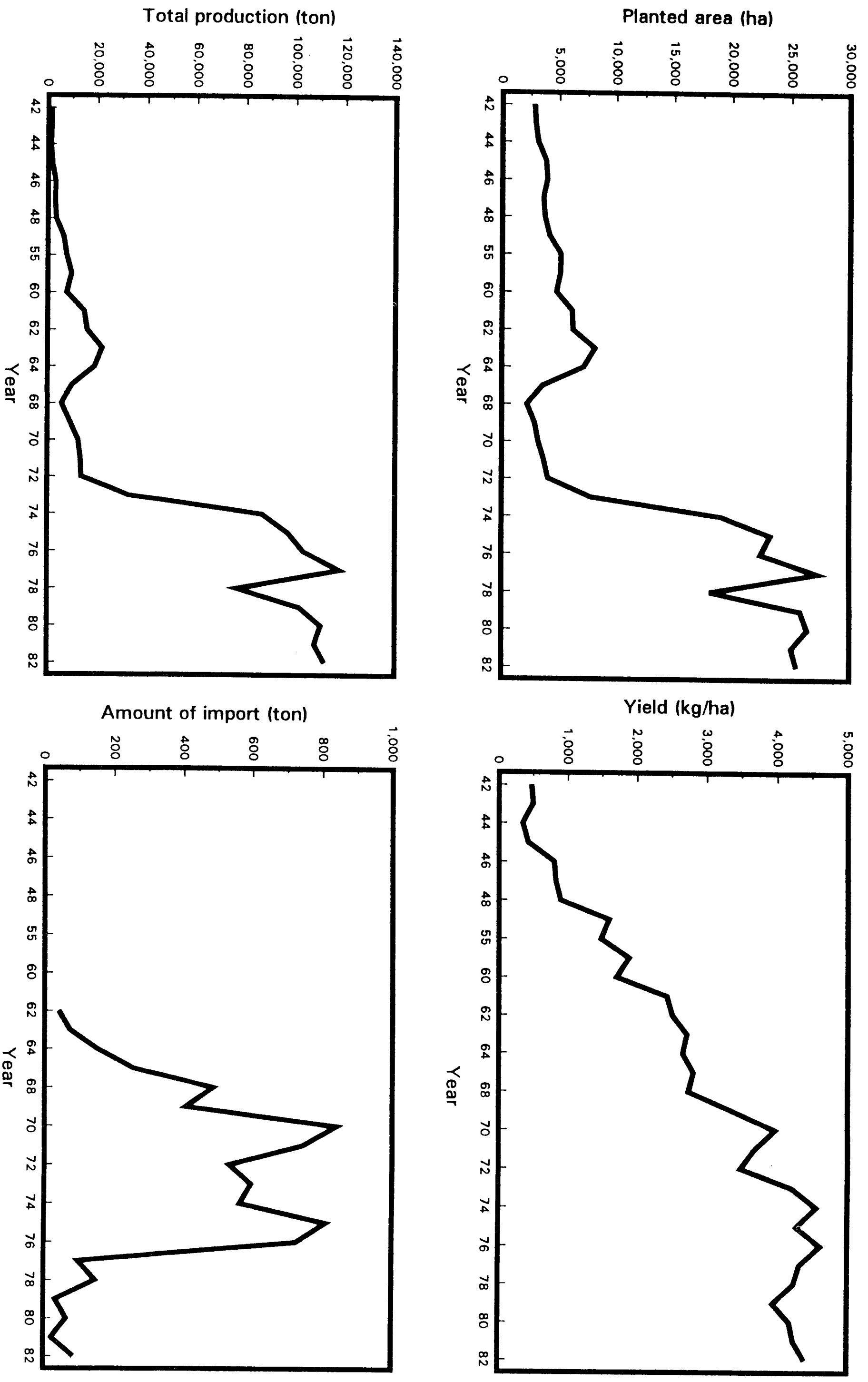

Fig. 1. Sorghum production in Taiwan and the quantity of sorghum grain imported. (1953-1993)

二、雜交種高粱臺中 1 號及臺中 2 號之育成

臺中區農業改良場利用由美國引進之蜀黍細胞質雄不稔系統 (cytoplasmicmale-sterile line)，於民國 48 年開始與優良品種間進行雜交，育成雜種高粱臺中 1 號及臺中 2 號，於民國 53 年命名登記，由 54 年開始在本省推廣，這是本省最早的雜種高粱品種。臺中 1 號及臺中 2 號的育成經過及主要農藝特性如下。

臺中 1 號：親本爲 White Martin m.s. × D.D.E. Hegari SA6645-27-4-3，於民國 49 年雜交，經試驗試作後於民國 53 年命名登記審查通過，具有早中熟與豐產之優良特性，但植株嫌過高並易受水份之影響,即於生育初、中期雨季多時，株高達 180 公分以上，易倒伏。

臺中 2 號：親本爲 232E. m.s. × D.D.E. Hegari SA6645-6-3-2，與臺中 1 號同時於民國 49 年雜交，53 年命名，本品種農藝特性略與臺中 1 號相同，但品質適於釀酒，經公賣局嘉義酒廠分析結果品質優良，爲釀酒原料推廣之品種。

表三、臺中 1 號及臺中 2 號高粱品種主要農藝特性 (畢與林，1979)

品種	生育日數 (日)	稈長 (公分)	穗長 (公分)	穗重 (公克)	穗型 (緊散)	子實色澤	芒	千粒重 (公克)	子實產量 (公斤/公頃)	指數 (%)
臺中 1 號	101	163	26	58	直立稍密	淡褐色	無	26	5,782	225
臺中 2 號	106	170	26	54	直立稍密	淡紅褐色	無	27	5,252	204
Westland	90	80	25	24	直立密	紅褐色	無	25	2,571	100

三、矮性、早熟、散穗雜交種高粱臺中 3 號之育成

臺中 1 號及臺中 2 號品種經推廣後，臺中 2 號雖較適合釀酒，但比臺中 1 號晚熟，植株又高，產量亦稍低，因此推出未久即遭淘汰，僅繼續推廣臺中 1 號。臺中 1 號推廣後，本省高粱單位面積產量雖有顯著的增加，但栽培面積一直無法擴大，究其原因，乃是臺中 1 號品種對氣候環境因素之影響較敏感，往往因氣候條件之不同發生徒長現象，以致植株過高產量反而降低，臺中區農業改良場針對這些缺點，經數年試驗又育成一個早熟、矮性、散穗、豐產，且對光期鈍感之新品種命名爲臺中 3 號，其育成經過及農藝特性如下：

臺中三號：親本爲 222E. m.s.×Shallu，民國 57 年雜交，於 59 年命名，自 60 年開始推廣，本品種具有矮性、早熟、散穗並豐產之優良特性，可謂解決臺中 1 號之缺點，經數年推廣後，於民國 63 年春作栽培面積超過 8,000 公頃，爲當時開始栽培高粱以來栽培面積最高之一年。

表四、雜交高粱臺中三號主要農藝特性 (畢與林，]1979)

品種	生育日數 (日)	稈長 (公分)	穗長 (公分)	穗重 (公克)	穗型 (緊散)	子實色澤	芒	千粒重 (公克)	子實產量 (公斤/公頃)	指數 (%)
臺中 3 號	99	134	29	59	直立散開	淡褐色	無	26	5,640	116
臺中 1 號	100	169	27	52	直立稍密	淡褐色	有	29	4,850	100

四、具抗蟲、抗病、良質之新雜交種高粱臺中5號及臺南1號之育成

臺中3號之推廣面積曾於民國63年達到8,000公頃以上，但此品種對於蚜蟲及紋枯病抵抗力較差，常因病蟲害之發生而影響產量,農民對抗蟲、抗病品種之要求日漸增加，於是臺中區農業改良場結合育種與病蟲害專家共同進行抗病、抗蟲高粱品種之育種及檢定工作，於民國66年育成一雜交新品種，登記命名爲臺中5號。臺灣大學與臺南區農業改良場合作,亦於同年育成臺南1號雜交高粱登記命名。其育成經過及農藝特性如下：

臺中5號：親本爲80A (KS51) m.s.×2R (PI257595)，本品種抗蚜蟲特強，植株上幾無蚜蟲，又對紋枯病罹病率比臺中3號品種較低，此外株高與臺中3號相差不多，屬於矮性種，可利用機械收穫，產量又比臺中3號穩定，至於品質經公賣局嘉義酒廠分析結果，澱粉含量高，釀酒後酒精度亦高，甚適於釀酒之用。

臺南1號：親本爲E. White Martin m.s. × 129-3A，於民國63年秋作雜交，民國66年登記命名，本品種特性爲穗大、散型，對蚜蟲具有抗性，紋枯病之發生亦較少，鳥害少，蛋白質含量高。

表五、臺中5號主要農藝特性 (畢與林，1979)

品種	生育日數 (日)	稈長 (公分)	穗長 (公分)	穗重 (公克)	穗型 (緊散)	子實色澤	芒	千粒重 (公克)	子實產量 (公斤/公頃)	指數 (%)
臺中 5 號	108	138	26	48	直立稍密	乳白色	無	30	5,868	136
臺中 3 號	108	137	33	33	直立散開	深褐色	無	23	4,303	100

表六、雜交高粱臺南1號主要農藝特性 (臺南區農業改良場試驗結果)

品種	生育日數 (日)	稈長 (公分)	穗長 (公分)	穗重 (公克)	穗型 (緊散)	子實色澤	芒	千粒重 (公克)	子實產量 (公斤/公頃)	指數 (%)
臺南 1 號	104	146	32	49	散	赤褐色	極短	26	5,599	127
臺中 3 號	99	129	27	44	散	深褐色	無	22	4,421	100

五、臺南6號之育成

臺南6號高粱於民國81年通過命名推廣，其親本爲E.D. White Martim m.s. × 96 R，具有高產，抗葉斑病特性，株高較臺中5號高，生育日數亦較長，穗半散型，品質適合釀酒及飼料用。

表七　雜交高粱臺南 6 號主要農藝特性 (臺南區農業改良場試驗結果)

品種	生育日數 (日)	稈長 (公分)	穗長 (公分)	穗重 (公克)	穗型 (緊散)	子實色澤	千粒重 (公克)	子實產量 (公斤/公頃)	指數 (%)
臺南 6 號	108	138	26	38	半散	白色	25	7,276	125
臺中 5 號	102	125	24	38	密	白色	25	5,822	100

臺灣高粱品種改良之展望

近年來臺灣高粱品種改良之工作，在行政院農業委員會及臺灣省政府農林廳之支持及配合下，負責育種改良之單位與研究人員均兢兢業業的爲承續諸前輩之輝煌成就而努力的工作，事實上許多具有優良特性之親本自交系及雜交組合亦均在選拔改良中。然而目前爲考量未來吾國加入國際貿易組織 (WTO) 後，由於臺灣高粱之保價收購制度須取消，而臺灣高粱之生產成本雖經各方面努力之改進，仍難與國外進口高粱相抗衡，因此，臺灣之高粱品種改良工作亦將於下半年度 (85 年度) 宣告暫停，展望未來，僅能就過去四十年來所引進及創育之種原作一妥善之繁殖，並作農藝特性登錄及保存，以備未來不時之需要。

參考文獻

1. 謝兆樞。1994。高粱。雜糧作物各論－I. 禾穀篇。臺灣區雜糧發展基金會。第 331 -508 頁。臺北市。
2. 臺灣省政府農林廳。1993。臺灣農業年報 (1993年版)。南投縣中興新村。
3. 林薰生。1990。臺灣高粱之生產改進與展望。科學農業 38:12~21。
4. 畢中本、林薰生。1979。臺灣蜀黍增產及其限制因素與改進對策之探討。刊載於臺灣雜糧增產之研究」，科學農業社編印。第 133-150頁。臺北市。

Achievement and Perspectives of Sorghum Variety Improvement in Taiwan

L. Z. Chang and S. C. Huang

Taichung District Agricultural Improvement Station
Tatsun, Changhua, Taiwan
Republic of China

Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) is one of the most important upland crops in Taiwan. Its grains are mainly used for brewing and as feed stuff for animals. The major production areas of sorghum are Tainan, Chiayi, Yuanlin, and Pingtung counties. The cultivated area was 25,414 hectares and total production was 111,663 tons in 1993. Sorghum breeding program was initiated in 1953 and two pure lines "Westland" and "Hegari" were selected for farmers to grow. Hybrid sorghums were bred starting from 1959. The release of hybrid sorghum varieties in the past has been contributed greatly to the agricultural development of Taiwan. The hybrid varieties registered from 1964 to 1992 include Taichung 1, Taichung 2, Taichung 3, Taichung 5, Tainan 1, and Tainan 6. Officially released in 1977, Taichung 5 has been the sole commercial variety widely grown for more than 10 years in Taiwan. This variety is characterized by by high grain yield and superior resistance to disease and pest. In spite of the advancement of sorghum breeding mentioned above, the production of sorghum will be decreasing extensively in the future because of its high production cost, the opening of domestic market to foreign agricultural products, and the competition from other substitute crops such as corn. Sorghum is expected to be substituted by other crops which have high economic value or can be established in a low input sustainable agriculture system.

Key words: Sorghum, Breeding, Cultivation.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所專刊第49號(1995)

高粱基礎族群之遺傳研究

陳　成　江明樹　林志東
國立臺灣大學農藝學系

摘　　要

為了建立一套可供本省蜀黍育種改良的種源，本試驗以9個優良細胞質雄不稔品系為母本及11個經過評估的優良 F_1 雜種為花粉親，進行父母本雜交。然後，每一雜交組合分別取等量種子混合，並在臺中、臺北兩地進行初期族群之逢機交配。經逢機交配後之繼代逢機交配族群，種植於臺北以進行研究探討，並再進行一次逢機交配。最後，成功地建立一套具廣泛遺傳變異、適合本省栽植的基礎族群。由基礎族群各逢機取出50個 half-sib (HS) 及 S_1 families，估算各農藝性狀的遺傳變異。各農藝性狀皆無自交弱勢存在，表示這些性狀為遺傳可累加性基因的作用。而 GCV 則以株高最大。所有農藝性狀其累加性遺傳變方皆大於非累加性變方，因此族群有利於以輪迴選種進行改良。以親裔迴歸法及標準化值法，所估算出 HS 的遺傳率(狹義)皆小於 S_1 之遺傳率(廣義)。開花期與葉數、綠葉數，莖徑與葉數，穗重與株高、綠葉數皆呈顯著的正相關；而株高與莖徑則呈顯著的負相關。在5×5公分密度之生育環境下，其存活率及 SSD 成功率為3.5×3.5公分的兩倍，差異極為顯著。以不同農藝性狀選出的9個次族群，在以5×5公分密植未施肥的環境下，以依株高選出的高株及中株族群，其存活率及 SSD 成功率較高。.以在無前作環境的區集下，其存活率及 SSD 成功率較高，表示蜀黍以 SSD 法行密植栽培增進世代，若能控制養分的供應則有助於提高其成功率。

關鍵語：蜀黍、基礎族群、細胞質雄不稔性、遺傳率、遺傳變方、表型相關、單籽後裔法。

前　　言

蜀黍為常異交作物，天然雜交率5-10% (Jones and Sieglinger, 1951)，長久以來其育種方法多採用自交作物育種法，並且已經很成功的利用地方品種的直接選拔及傳統的譜系法和回交育種法，從有效的遺傳變異中育成相當多的優良品種 (Doggett, 1982)。但是此種自交作物的育種方法，經數量遺傳的分析發現其育種族群的基因庫 (gene pool) 很小，且在此種傳統的育種程序中，基因型會較快被固定，有利於連鎖塊 (linkage block) 的累積，而各基因型間未能相互交配 (intermating) 更使基因重組的機會減少

(Bhola Nath, 1982)，因此未能將蜀黍之遺傳資源完全利用，以致產量及品質之改良未臻完善 (Doggett, 1970)。所以，一個成功的作物改良計劃與其育種族群中可利用的遺傳變異量及其應用有密切的關聯。爲了廣泛地運用作物的遺傳變異及增加基因重組的機會，輪迴選種是族群改良最常被運用的方法 (Doggett, 1972; Hallauer et al., 1988)；而基礎族群的創建，實爲族群育種改良的首要條件。

輪迴選種 (recurrent selection) 是長期循環連續性改良族群遺傳質的育種方法，其可增進族群有利對偶基因 (favorable alleles) 間重組，並打破連鎖，同時也可維持族群內相當高的遺傳變異 (genetic variability)。所以，爲了廣泛地運用作物的遺傳變異及增加基因重組的機會，輪迴選種是族群改良最常被運用的方法 (Doggett, 1972; Hallauer et al., 1988)；而基礎族群的創建，實爲族群育種改良的首要條件。輪迴選種最早是利用於異交作物之族群改良，尤其在玉米的育種計劃中，更有相當卓越的成果 (Gracen, 1986; Lamkey, 1992)。由於需要做大量的人工雜交且雜交種子量有限，輪迴選種並不適用於自交作物中 (Comptom, 1968; Hanson et al., 1967)。直到雄不稔系統發現後，才使輪迴選種能被廣泛地應用於自交作物中 (Brim and Stuber, 1973; Gilmore, 1964)。而蜀黍的雄不稔性可分成二種，一爲基因雄不稔性 (genetic male sterility)，由隱性雄不稔基因 (ms) 所控制，其中以 ms3 及ms7 最穩定，且最常被育種家所採用 (Andrews and Webster, 1971; Stephens and Quinby, 1945)；另一爲細胞質雄不稔性 (cytoplasmic male sterility) 是由 kafir 的核基因與 milo 的細胞質交感所造成，現今蜀黍商業用雜交種子之生產即是利用此系統 (Stephens and Holland, 1954)。1960 年Webster 在 Nebraska 首先利用細胞質雄不稔性進行蜀黍族群的逢機交配創建基礎族群(Nordquist et al., 1973)，隨後的育種家依據不同的育種需要相繼建立許多基礎族群，以供育種選拔之用，在這些蜀黍族群中，大部分採用基因雄不稔性 (ms3 及 ms7) 做爲雄不稔材料的來源 (謝，1985; Atkins, 1982; Bhola Nath, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)。

蜀黍基礎族群之建立，首先需依育種目標選擇適當的親本。除了繼續尋找特殊可利用的種源外，Forsberg and Smith (1980) 認爲參試親本應在栽植當地做評估，他們指出，地方品種在育種當地常有較強的適應性且抗病蟲害，應是較好的育種材料。Ross et al. (1976) 指出當參試親本愈多時，族群的變異性則愈大，但常會導致族群平均表現的下降。故在族群變異性及族群平均表現的相互考量下，Doggett (1988) 認爲一般參試親本之數目約在 15 至 25 之間最爲恰當。

接著將所選挑的親本和具雄不稔性的材料雜交，即可將雄不稔基因導入族群中，而在異交作物建立基礎族群時並無此程序。Doggett (1988) 認爲雄不稔基因應來自具不同遺傳背景的優良材料中，以增加族群之遺傳歧異度，而育種家可依雄不稔性材料的優劣決定與選挑親本的回交次數。將雄不稔基因導入族群後，即可利用族群中的雄不稔植株進行多次的逢機交配，收穫雄不稔植株上的種子並將其混合，即成爲基礎族群。基礎族群建立後，即可依育種目標進行族群改良。

在國外許多蜀黍族群建立的計畫中，一般使用具 ms3 基因型雄不稔的品系做爲雄不稔植株的來源 (Atkins, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)；而本省臺南區農業改良場亦於 1988 年以 20 個抗葉斑病、蚜

蟲、散穗型、高組合力之 R 品系與SC100-14 ms 基因型雄不稔品系雜交導入 ms_3 基因，將其 F_2 種子以定量混合播於隔離區，於開花之際除去不良植株並標記雄不稔性植株，依此進行 3 次逢機交配，而後再進行穗行比較試驗，組成基礎族群 (曾等，1990)。所以本研究第一部分以細胞質雄不稔系統 (ms_c) 為雄不稔植株的來源，建立一適合本省栽植的基礎族群，此有異於一般的育種計劃，可供日後利用細胞質雄不稔系統創建蜀黍基礎族群的參考。

蜀黍進行族群改良時，若能對族群內植株農藝性狀的平均表現、遺傳變異、遺傳變方、環境變方、遺傳率等有所了解，則對族群改良育種之實施將有所助益 (Bittinger et al., 1981 ; Eckebil et al., 1977)。有關於蜀黍數量性狀遺傳已有多位學者進行研究探討 (Ali-Khan and Weibel, 1969 ; Collins and Pickett, 1972 ; Lausuwan and Atkin, 1977 ; Liang et al., 1972 ; Mamdouh et al., 1971 ; Wilson et al., 1978) ，綜合其結果可知在株高、葉數、穗長、穗重、百粒重、莖徑、HCN 含量等皆有極高的遺傳率，且遺傳累加性效應均較非累加性效應大。但其研究所用的材料，皆只有數個自交系或品種，且局限於狹窄的種質上，所以應用於族群改良之效果不彰。 Lorthrop et al. (1985a) 則認為以廣泛遺傳背景的逢機交配族群來估算遺傳變異，將有助於在族群改良時，選擇最適當的選拔方法以進行輪迴選種。

在不同逢機交配蜀黍族群中，以親裔迴歸法或田間試驗的變方分析法，來估算蜀黍主要農藝性狀遺傳率，結果顯示株高、成熟期、子粒大小…等具有較高的遺傳率，所以這些性狀的改良若能利用混合選種法 (mass selection) 即可對族群的增進有所改善；而在子粒產量、每株粒數…等產量構成要素，即遺傳率較低之性狀，則應以 full- sib 、half-sib 、S_1 、S_2 family recurrent selection 等方法對族群增進較有效益 (Bittinger et al., 1981 ; Jan-orn et al., 1976 ; Ross et al., 1981 ; Ross and Hookstra, 1983 ; Secrist and Atkins, 1991)。

對作物育種學家而言，選育優良品種為其育種工作的終極目標，但其選拔工作則必須透過田間植株外表性狀的表現方能達成，而且植株各農藝性狀間常有相關性存在。所以在進行育種計劃之前，作物育種家若能得知其育種材料各農藝性狀間的相關性，則不但可掌握對某一性狀進行選拔時其它性狀的反應程度，而且可藉此對產量進行間接選拔，達成育種目標。

有關蜀黍在不同逢機交配族群中各農藝性狀間相關性的研究頗多，以產量性狀而言，開花期、株高、莖徑、葉面積、穗長、穗重、每穗粒數、千粒重等皆與穀粒產量有正相關的效應存在 (Bittinger *et al.*, 1981 ; Eckebil et al., 1977 ; Jan-orn et al., 1976; Lorthrop et al., 1985b ; Secrist and Atkins, 1991)。但在開花期與穀粒蛋白質含量，百粒重與每株粒數，穀粒蛋白質含量與穀粒產量皆呈負相關的效應 (Eckebil et al., 1977; Ross et al., 1983; Secrist and Atkins, 1991)。另外，Eckebil et al. (1977) 在 Nebraska 的栽培環境下，卻發現開花期與穀粒產量呈負相關，此與上述學者之研究頗有出入，此種因不同環境而有性狀間相關不一致的現象，在陳等 (1977)、Ireland (1938) 及Lothrop et al. (1985 b) 的報告中亦皆有類似的結果；亦即在不同年度、季節或栽培環境下，遺傳組成相同之育種材料，其各農藝性狀間的相關性亦會有不一致的現象。所以育種家應在育種當地及其栽培條件下評估其育種材料，方能得知正確的資料以增進育種效率。

由上可知，探討族群內的遺傳變異對整個族群改良育種之程序、目標極爲重要，而估算族群內農藝性狀的介量、數量性狀之遺傳率及將遺傳變方的劃分爲累加性及非累加性變方…等遺傳訊息，將有助於後續進行族群改良時，在不同育種系統法中(如 mass selection、half-sib family selection、full-sib family selection、selfed progeny evaluation、reciprocal recurrent selection 等)，選擇較有效益之育種方法，並可利用公式預測採用不同育種方法之遺傳增進值。因此，本研究第二部分乃以 half-sib families 及 S_1 families 估算逢機交配蜀黍族群中，植株開花期、株高、穗長、穗重、莖徑等重要農藝性狀之平均、變方，並以親裔迴歸和田間試驗之變方分析法估算各農藝性狀之遺傳率及計算遺傳變方，並將其劃分爲累加性、非累加性變方成分，同時求得各農藝性狀間之外表型相關，以供爲後續族群改良之參考。

逢機交配族群除了能以輪迴選種進行族群改良外，尙能從族群中選育出優良自交系。而對於自交作物之異質族群而言，若能以單籽後裔法 (single seed descent method，SSD) 進行育種，則可在溫室或生長箱中種植，以增加每年繁殖之世代數，加速基因型達到同質結合型育成自交系，縮短育種年限提高效率 (Brim, 1966; Goulden, 1939)。SSD 法經許多育種家的研究探討，確證爲自交作物後裔繁殖選拔之有效方法，且因其在育種資源利用較爲節省，所以已普遍應用於自交作物的育種上。Brim (1966) 認爲 SSD 法有以下的特點：(1)因每株皆僅取單粒種子繁殖，所以在自交繁殖過程中，可維持廣泛的基因型變異直至達到同質結合體後，再進行選拔的工作。(2)連續自交後代中，裔系行間 (among line) 的累加性遺傳變方逐漸增加，而在系行內 (within line) 則逐漸減少。Brim and Stuber (1973) 認爲此法可應用在自交作物的輪迴選種過程中，以進行自交系的培育。而 Fehr and Qrtiz (1975) 首先在大豆產量輪迴選種中，配合在溫室中進行 SSD 法加速增進世代繁殖，以期在每輪迴 (per cycle) 獲得較大的遺傳增進 (genetic gain)。

基因型間的競爭常存於混植的品系、品種及異質族群中，且基因型間的競爭在天然選拔中極爲重要，因其最後之結果將影響到整個族群的基因頻度 (Khalifa and Qualset, 1975)。如矮性基因型的小麥、水稻與高株基因型混合種植幾代後，矮性的基因頻度明顯的下降，而遺失的基因型當中可能含具有高產能力的基因型 (Jennings and Aquino, 1968; Khalifa and Qualset, 1975)。Jensen and Federer (1965) 以小麥研究基因型間的競爭能力，結果認爲株高是影響競爭最大的因素。因此若以 SSD 法進行增進的過程中，其在高密度環境下栽種時應避免過度競爭，並應確保每株至少能結一粒種子且具有發芽能力，以維持族群的遺傳變異 (Brim, 1966; Roy, 1976; Snape and Riggs, 1975)。但此法僅限於小粒穀類 (small grains) 作物如小麥、水稻等及矮莖作物如大豆、花生等的應用，而對於高莖作物的蜀黍而言，其在異質逢機交配族群中，是否可以利用 SSD 法值得加以研究。所以本研究第三部分乃在探討蜀黍異質逢機交配族群是否能在有限的設施環境下，行密植繁殖增進世代及植株農藝性狀在密植下的反應，以探討 SSD 法應用在蜀黍是否能成功及可行性，以供育種家參考。

材料與方法

一、基礎族群的創建

在選擇母本方面，以具有 milo 細胞質之細胞質雄不稔品系爲母本材料的來源。經

本研究室長期的評估後，選擇具有特殊優良性狀的品系爲母本，包括臺灣大學農藝系作物育種研究室保存的 201、209、211、213、217、219、632A 等品系，以及由臺南區農業改良場提供的 TN1、TN2 品系，合計共九個細胞質雄不稔品系。父本的選擇係以具有稔性恢復基因的 F_1 雜交組合爲父本材料的來源。父本的選擇以 F_1 雜交組合的表現爲依據，經本研究室長期的評估後，選出 11 個雄可稔的 F_1 雜交組合爲父本，包括本研究自行雜交具有優良性狀且高產的 F_1 雜種 8 個及臺中 3 號，臺中 5 號，臺南 1 號等已推廣的栽培品種。

親本的詳細名稱及來源，詳列於表 1。

1991 年秋季於臺北市國立臺灣大學附設農業試驗場，使用 Stuber (1980) 所提出的 design II 雜交方法，進行父、母本的雜交，即每一父本均需和任一母本進行雜交，故可得 99 組雜交種子。爲了克服父、母本開花期不一致的問題，將母本每隔一星期種植一次，每品系種植一行 15 株，分四星期種植。而父本與第二、三星期的母本同時種植，每組合亦種植一行 15 株。母本於開花前應先套袋，以防外來花粉的污染。另將抽穗的父本套袋收集花粉，授於已開花母本的柱頭上完成雜交，並掛牌記錄雜交組合。爲避免柱頭受外來花粉的污染，授粉後的母本仍需套裝，直至柱頭無受精能力後 (約 7 天)，取下紙袋改用網袋保護母本上的雜交種子以防鳥害。於種子成熟後，收穫每一母本上的雜交種子；然後，將每一雜交組合取等量的種子混合即爲初期族群 (early population)。

爲建立基礎族群 (base population)，由於雄可稔父本基因型爲 Msms 者，可與雄不稔母本 (基因型皆爲 msms) 雜交產生具雄可稔與雄不稔性的子代，因此，可利用這些雄不稔的子代使族群進行逢機交配。由於考量品系 211 在基礎族群的遺傳貢獻量較高，因此，將母本 211 品系的 11 個雜交組合均取半量種子混入逢機交配族群中；另外，尙有 7 個雜交組合因種子量不足，並未加入族群中 (詳見表2)。

初期族群的逢機交配，於 1992 年春季同時於臺北、臺中兩地進行。在臺北每一雜交組合各取 30 粒種子混合後，進行育苗，然後逢機移植約 2,000 株至臺灣大學附設農業試驗場的隔離田區中，進行族群的逢機交配，其行距 0.8 公尺，株距爲 25 公分。同時，在臺中的逢機交配族群則是將每一雜交組合各取 70 粒種子混合後，點播於隔離田區中，以行距 1.2 公尺，株距 30 公分的密度種植約 5000 株。植株的栽培管理方法與一般蜀黍栽培管理方法相同。

由於要收穫雄不稔植株上逢機交配的雜交種子，因此，在植株開花時，需將田間的雄不稔植株標示清楚。在種子成熟後，於臺中收穫 711 株的雄不稔植株，每株取等量的種子混合即爲臺中繼代逢機交配族群 (filial random-mating population)，而臺北的繼代逢機交配族群則由 577 株的雄不稔植株，各取等量的種子混合而成。

於 1992 年秋作，將上述兩繼代族群隔行種植於臺灣大學農業試驗場隔離田區中，行距 0.8 公尺，株距 25 公分，共約植 2,500 株。於植株開花時，亦將雄不稔植株標示清楚，以便收穫再一次逢機交配的雜交種子，將雄不稔植株每株取等量的種子混合即爲基礎族群。植株的栽培管理和一般蜀黍栽培管理相同。

二、逢機交配族群遺傳變異之估算

從 1992 年秋作由逢機交配蜀黍族群中 (2,500株)，逢機雄可稔和雄不稔植株各 50 株，調查其開花期、株高、穗長…等農藝性狀，並於收穫時分別採收、乾燥、脫粒。

Table 1. Strain name or origin of parents and F_1 hybrids for base population.

Parent or F_1	Strain name or origin
CMS (for female)	
201	K-60 ms
209	4-dose ms
211	Edward white martin ms
213	Redline ms
217	Introduction
219	Introduction
632A	Taichung DAIS
TN1	Tx2219A (Tainan DAIS)
TN2	Ed. W. M. A (Tainan DAIS)
F_1 (for male)	
80A × 164-167	Elite hybrid
80A × 2R	Taichung hybrid No. 5
211 × 196-199	Elite hybrid
211 × 129-3A	Tainan hybrid No. 1
211 × SA6649	Elite hybrid
222E × 6	Tainan hybrid No. 3
221 × 145	Elite hybrid
40 × 70	Elite hybrid
97 × 160	Elite hybrid
100 × 161	Elite hybrid
129-3A × TAM428	Elite hybrid
Parent of F_1	
CMS	
80A	Taichung DAIS
222E	Taichung DAIS
MF	
6	Shallu (Taichung DAIS)
21	Yel End (Ip) Int type SA7526-4-11-3-14-3-1
40	C, Kafir wx 5809-4-2
70	Fet was Umn Benein 20/56 89
97	1150
100	1457
145	(P) 2816c
160	(P) I. S-8088c
161	(P) Other-6218b
164-167	Derived strain from 164, 165, 166, 167
196-199	Derived strain from 196, 197, 198, 199
2R	Taichung DAIS
129-3A	Tainan DAIS
TAM428	Introduction
SA6649	Introduction

Table 2. Cross combinations for base population and expected ratio of male fertile and male sterile plants.

	CMS (msms) --- for female									Total
F_1 --- for male	201	209	211	213	217	219	632A	TN1	TN2	(Ms ms:s ms)
80A × 164-167 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	*	*	1:1	1:1	*	5.5:5.5
80A × 2R (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × 196-199 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × 129-3A (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
211 × SA6649 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
222E × 6 (Msms)	1:1	1:1	1/2:1/2	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	1:1	8.5:8.5
21 × 145 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
40 × 70 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
97 × 160 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	*	*	2:0	*	*	9:0
100 × 161 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
129-3A × TAM428 (MsMs)	2:0	2:0	1:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	2:0	17:0
Total (Msms:msms)	16:6	16:6	8:3	16:6	13:5	13:5	16:6	14:6	13:5	125:48

* Unadopted for base population

1993 年秋作於台北市臺灣大學農業試驗場，將上述材料每株收穫種子及蜀黍台中 5 號 (CK) 分別種植成行 (line)，每行系 10 株，栽培密度爲行距 80 cm，株距 25 cm。其中雄可稔植株種子種植成的行系爲 S_1 families (自交)，而雄不稔植株種子種植成的行系爲 half-sib families (異交)。環境機差之估算係採用台中 5 號 (CK) 在試驗田區逢機種植 20 行。台中 5 號爲 F_2 雜交種，所有的植株間爲均質 (homogeneous)，所以其植株外表型的差異係由環境所造成的。

在性狀調查方面，自每行系逢機選取 5 株，調查下列農藝性狀：

1. 開花期 (days to flower)：自播種至開花所需天數。
2. 株高 (plant height)：成熟期主稈地上部基部至穗頂高度。
3. 莖徑 (stalk diameter)：植株成熟期，植株基部節間的直徑。
4. 葉數 (leaf number)：由主稈第一葉至劍葉之葉數。
5. 綠葉數 (number of green leaf)：種子充實期間尚保持綠色之葉片數。
6. 穗長 (panicle length)：穗頸至穗頂的長度。
7. 穗重 (panicle weight)：穗採收，烘乾後之乾重。

使用之分析方法包括：

1. 遺傳變異係數 (genetic coefficient of variation, GCV)，是採 Lothrop et al. (1985a)

所提出之估算法，其公式如下：

$$GCV=\frac{100\times\sqrt{\sigma_A^2}}{\overline{X}}$$

$\sigma^2 A$：爲四倍的 half-sib family 遺傳變方 (genetic variance)。

$\overline{X}$：爲 Half-sib family 的性狀平均値。

2. 自交弱勢率 (inbreeding depression，%) 估算法，係採 Lothrop et al. (1985a) 提出的方法，若當 half-sib 和S_1 families 某性狀的平均差異達顯著差異 (p ≦ 0.01) 時，則可估算自交弱勢率。即從 S_0 至 S_∞ 之自交弱勢率 (%) 公式爲：

$$\frac{\overline{X}_{S1}-\overline{X}_{HS}}{\overline{X}_{HS}}\times 200$$

$\overline{X}S_1$ ：爲S_1 famiily 的某性狀平均値。

$\overline{X}$HS ：爲 half-sib family 某性狀的平均値。

3. 遺傳變方成分 (genetic components of variance) 的估算爲根據 Empig et al. (1972)提出的方法，假設若無上位效果 (epistasis)，則其遺傳變方成分爲下表所示：

Type of family	Family component of variance	Genetic expectation
Half-sib	$\sigma^2_{F(HS)}$	$\frac{1}{4}\sigma^2_A$
S11	$\sigma^2_{F(S1)}$	$\sigma^2_A+\frac{1}{4}\sigma^2_D$

所以累加性遺傳變方爲：

$$\sigma^2_A=4\sigma^2_{F(SH)}$$

而非累加性遺傳變方爲：

$$\sigma^2_D=4(\sigma^2_{F(S1)}-4\sigma^2_{F(HS)})$$

4. 遺傳率 的估算方法爲採用變方分析法和親裔迴歸 (parent-offspring regression) 兩種分析法。

廣義遺傳率爲：

$$h_B^2=\frac{\sigma_g^2}{\sigma_{Ph}^2}$$

狹義遺傳率爲：

$$h_N^2=\frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}$$

$\sigma^2{}_A$ ：爲累加性遺傳變方 (additive genetic variance)。

$\sigma^2{}_g$ ：爲基因型變方(genetic variance)

$\sigma^2{}_{Ph}$ ：爲外表型變方(phenotypic variance)

(1)變方分析法：

依本試驗設計之方法其 half-sib 及 S_1 的線型模式(linear model)爲：

$Y_i=\mu+g_i+e_i$ i＝1……50

Y_i ：爲某性狀外表型觀測值。

μ ：爲某性狀平均表現値。

g_i ：爲某性狀遺傳值。

e_i ：爲環境效應即試驗機差項。

而 half-sib 及 S_1 外表型均方之估算爲：

$$MSL=\frac{1}{50-1}\sum_1^{50}(y_i-\overline{y})^2$$

$$=\frac{1}{49}\sum_1^{50}\left[\mu+g_i+e_i-(\mu+\overline{g}+\overline{e})\right]^2$$

$$=\frac{1}{49}\sum_1^{50}\left[(g_i-\overline{g})+(e_i-\overline{e})\right]^2$$

$$E(MSL)=\sigma_g^2+\sigma_e^2$$

式中 L 爲系行數。

以蜀黍台中5號來估算環境機差項其線性模式及均方之估算式爲：

$$Y_j^* = \mu + g_j^* + e_j^* \quad j = 1......20 \quad e_j^* \sim (0, \sigma^2)$$

$$MSE = \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}(y_j^* - \bar{y})^2$$

$$= \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}\left[(\mu + g_j^* + e_j^*) - (\mu + \bar{g}^* + \bar{e}^*)\right]^2$$

$$= \frac{1}{19}\sum_{1}^{20}(e_j^* - \bar{e}^*)^2$$

$$E(MSE) = \sigma_e^2$$

式中 y_i 爲每一 plot 性狀測量值平均，$\bar{y}$ 爲所有 plot 性狀測量值平均。外表型變方減去機差項等於基因型變方。

$$\therefore \sigma_g^2 = E(MSL) - E(MSE)$$

廣義遺傳率之計算方式爲：

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2} = \frac{MSL - MSE}{MSL}$$

本試驗 half-sib 及 S_1 其變方分析的期望值爲下表所示：

The analysis of variance and expected mean squares for this model

SOV	df	MS	E(MS)
Half-sib	a-1	M_1	$\sigma_e^2 + \frac{\sum_{i=1}^{50}\tau_{1i}^2}{50-1}$
S_1	b-1	M_2	$\sigma_e^2 + \frac{\sum_{i=1}^{50}\tau_{2i}^2}{50-1}$
Error	c-1	M_3	σ_e^2

$MS_{g(HS)} = M_1 - M_3$

$MS_{g(S1)} = M_2 - M_3$

(2) 親裔迴歸分析法 (parent-offspring regression)：

爲根據 Falconer (1989) 和 Hallauer and Miranda (1981) 所提出之方法，其線型迴歸模式爲：

$$y_i = a + bx_i + e_i$$

y_i：爲子代性狀測量值之平均，爲依變數 (dependent variable)。

x_i：爲親代性狀的測量值，爲自變數 (independent variable)。

e_i：爲試驗機差項。

遺傳率爲：

$$h^2 = b = \frac{\sum(x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum(x_i - \bar{x})^2} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2}$$

x：爲親代單株性狀測量值減去其平均值。

y：爲子代每一 plot 的性狀測量值減去所有 plot 的平均值。

以 S_0 和 S_1 兩代親裔迴歸估算出的爲廣義遺傳率。

其親裔之共變積爲

$$COV(PO)=\sigma_A^2+\tfrac{1}{2}\sigma_D^2+\sigma_{AA}^2+.....$$

$$h_B^2=\frac{COV(PO)}{\sigma_{Ph}^2}=\frac{\sigma_A^2+\tfrac{1}{2}\sigma_D^2+\sigma_{AA}^2+.....}{\sigma_{Ph}^2}=b$$

以 half-sib 所估算的遺傳率爲狹義遺傳率。

其親裔之共變積爲

$$COV(PO)=\tfrac{1}{2}\sigma_A^2+\tfrac{1}{4}\sigma_{AA}^2+\tfrac{1}{8}\sigma_{AAA}^2+..$$

$$h_N^2=\frac{2COV(PO)}{\sigma_{Ph}^2}=\frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}=2b$$

以親裔迴歸法所求出的遺傳率等於親代與子代的迴歸係數，所以所得之遺傳率可以用迴歸係數作顯著性測驗，虛無擬說爲 Ho:h^2 = 0 若達顯著表迴歸係數不爲 0，遺傳率存在。其顯著測驗法如下表所示：

Source of variation	df	Sum of square	Mean of square	F
Regression	1	$SS_R = bS_{xy}$	MS_R	MS_R/MS_E
Error	n-2	$SS_E = S_{yy}-bS_{xy}$	MS_E	
Total	n-1	S_{yy}		

而當親代與子代種植在不同年度環境下，Frey and Horner (1957) 認爲應以標準化值計算較爲合理，設其標準化值爲 $b'_{y'x'}$，則其計算式如下：

$$b'_{y'x'}=\frac{\Sigma(x'-\bar{x}')(y'-\bar{y}')}{\Sigma(x'-\bar{x}')^2}=\frac{\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})\big/\sigma_x\sigma_y}{\Sigma(x-\bar{x})^2\big/\sigma_x^2}$$

$$=\frac{\frac{1}{n-1}\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{S_XS_Y}=\frac{\Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sqrt{\Sigma(x-\bar{x})^2(y-\bar{y})^2}}$$

$$=r_{XY}$$

即爲相關係數

$$S_X=\sqrt{S_X^2}=\sqrt{\frac{1}{n-1}\Sigma(x-\bar{x})^2}$$

$$S_Y=\sqrt{S_Y^2}=\sqrt{\frac{1}{n-1}\Sigma(y-\bar{y})^2}$$

由上式得知，以迴歸標準化求得遺傳率估值等於相關係數，所以其顯著性測驗可用相關係數顯著測驗法進行之。

5. 性狀相關性 (correlated characters)

外表型相關 (phenotypic correlations) 估算方法係採 Falconer (1989) 所提出之公式。

$$r_p=\frac{COV_p}{\sigma_{PX}\,\sigma_{PY}}$$

r_p ：爲 x, y 性狀外表型相關係數。

COV_p ：爲 x, y 性狀外表型值變積

$\sigma_{PX}\ \sigma_{PY}$ ：分別爲 x, y 性狀外表型之標準偏差。

三、蜀黍以 SSD 法增進世代選拔自交系之探討

第一部份爲蜀黍基礎族群SSD法密植試驗，將 1992 年秋作蜀黍逢機交配之

基礎族群收穫雄可稔植株，每株取等量種子混合，儲存。於 1993 年四月種植國立臺灣大學四號館本系溫室，種植在 60×40×23 公分的塑膠盆內。行密植栽培行株距爲 3.5×3.5 cm 及 5×5 cm，各種植 10 盆，每盆分別爲 165 株及 88 株 (即約爲 676 株/mm^2 與 360 株/m^2) 施肥量以全生育期 N：P_2O_2：K_2O = 140：50：70 Kg/ha 的 3 倍，一次全施用，換算後每盆施以硫酸銨 46 公克，過磷酸鈣 34.6 公克，氯化鉀 8.6 公克。調查及分析方法如下：

1. 植株存活率 (plant survival rate)：收穫時每盆成活的植株數除以其栽培的株數 (%)。
2. SSD 成功率 (SSD succeed rate)：收穫時每盆可結一粒以上充實子粒的植株除以栽培的株數 (%)。

由於試驗資料爲百分率數據，故將其做開方根之資料轉換。

第二部份爲選拔族群在密植下其植株存活率、SSD 成功率及植株性狀之影響，將 1992 年秋作蜀黍逢機交配族群，將雄可稔植株依株高、開花期和穗長共選出九個選拔次族群，以進行 SSD 法行密植栽培試驗，此九個次族群爲：

1. 株高-高 [Plant height-height, Ph (h)]：植株高度爲 160 公分以上。
2. 株高-中 [Plant height-medium, Ph (m)]：植株高度爲 130-150 公分。
3. 株高-矮 [Plant height-dwarf, Ph (d)]：植株高度爲 100 公分以下。
4. 開花-早 [Flowering-early, Fl (e)]：開花所需爲 55 天以下。
5. 開花-中 [Flowering-medium, Fl (m)]：開花所需爲 60-65 天。
6. 開花-晚 [Flowering-late, Fl (l)]：開花所需爲 70 天以上。
7. 穗長-長 [Panicle-long, Pa (l)]：穗長爲 30 公分以上。
8. 穗長-中 [Panicle-medium, Pa (m)]：穗長爲 22-28 公分。
9. 穗長-短 [Panicle-short, Pa (s)]：穗長爲 20 公分以下。

在種植方法方面，爲提高種子的發芽率。先將種子以 1000 倍免賴得消毒，再放置於 30℃ 生長箱催芽 36 小時，再將已發芽種子移植於 5 × 5 cm 的 jiffy-pot 育苗杯中 (即行株距 5×5 cm)。1993 年 8 月於台北市國立臺灣大學農業試驗場內，以三個 1.5×3 m 種植水泥槽進行種植。採隨機完全區集設計 (RCBD)，因每一水槽分別有不同前作 (即無前作、前作玉米或前作高粱)，所以將水槽視爲不同環境處理之區集。將 9 個選拔次族群逢機種植於水槽內，每一選拔次族群種植 120 株。本項試驗之調查項目爲：

1. 開花期 (days to flower)：自播種至開花所需天數 (day)。
2. 株高 (plant height)：主桿地上部自基部至穗頂高度 (cm)。
3. 穗長 (panicle length)：穗頸至穗頂長度 (cm)。
4. 植株存活率 (plant survival rate)：在收穫時每一選拔次族群之植株成活數除以栽種株數 (%)。
5. SSD 成功率 (SSD succeed rate)：在收穫時每一選拔次族群可結一粒以上充實子粒的植株數除以栽種的株數 (%)。

結果與討論

一、基礎族群的創建

基礎族群各參試品系之遺傳貢獻量、百分比率及其計算方法詳列於表 3。基礎族群中遺傳貢獻量最高者爲雄不稔品系 211 (佔 10.549％)，最低者爲雄可稔品系 97 及 160 (各佔 1.301％)。大致上，雄不稔品系所佔的比例皆較雄可稔品系爲高，且雄不稔品系的總佔有率爲 63.87％，約爲雄可稔品系的二倍。

爲了對基礎族群的組成及特性有更深入的瞭解，于 1992 年春天，在臺灣大學附設農業試驗場內種植各參試雜交品系，以調查其開花期、株高、莖徑、穗長、穗型、芒、中肋顏色，穀粒顏色及對蚜虫的抗性等性狀，其調查結果詳列於表 4。各品系的變異頗大，如開花期介於 72 天至 95 天之間；株高最高者達 250 公分，矮者只有 69 公分；莖徑分布在 13 公分至 24.5 公分之間；穗長的變域則在 21 至 34 公分之間，穗型有散穗型，亦有密穗型，而其他各項性狀亦有不同的表現。因此，基礎族群具有廣大的遺傳變異，是無庸致置疑的。雖然這些參試雜交品系有極大的差異，但整體而言，仍以早熟、矮株、粗桿、長密穗、白色子實的栽培型品系較多，因此，要從族群中選育出出優良的品系亦非難事。由上可知，所創建的基礎族群具有相當高的育種價值及潛力。

由於蜀黍雄不稔性的發現，才使得蜀黍也能像異交作物般，利用族群改良的方法進行長期的育種改良。蜀黍的雄不稔性可分爲基因雄不稔性及細胞質雄不稔性。在一般的育種計畫中，大部分皆採用 ms3 及 ms7 兩個穩定的雄不稔基因來建立基礎族群 (謝，1985；Bhola Nath, 1982)，但本試驗則是利用細胞質雄不稔性來建立族群。

在使用基因雄不稔性的計劃中 (曾等，1990; Atkins, 1982; Nordquist et al., 1973; Ross et al., 1977)，一般是採用一個雄不稔品系 (msms) 爲母本，與多個具有優良性狀的品系 (MsMs) 做雜交，產生 F_1 雜種 (Msms)。爲了降低雄不稔品系在族群的遺傳質 (germplasm) 比率，並維持父本的細胞質變異，故將每個父本以人工去雄後，再做爲母本與 F_1 做回交，得到 BC_1F_1 種子。然後將 BC_1F_1 的種子種下，使植株自交，選擇異質結合的植株 (Msms)，並混合其種子，因此在 B_1CF_2 子代中，即有雄不稔植株 (msms) 產生。此時若還要降低雄不稔母本在族群中的遺傳質，則可利用 BC_1F_2 的雄不稔植株再與父本回交。一般而言，若雄不稔母本爲優良的貢獻親，則只需做一次的回交即可 (Doggett, 1988)。將各組的 $BCnF_2$ 種子進行相互交配 (intercross)，收穫雄不稔植株上的種子，每組合取等量的種子混合後，種於隔離田區中進行數次逢機交配，每次均收穫雄不稔植株上的種子，最後即產生基礎族群。與一般基因型雄不稔性族群的計劃比較，本試驗由於選用多個具有優良性狀的雄不稔品系爲母本，因此不會造成單一母本在族群中佔有高遺傳質比率的現象，所以，不再進行與父本的回交，以縮短建立族群的時間。但由於本試驗採用細胞質雄不稔性來建立族群，因此，族群中每一植株的細胞質均具有 milo 細胞質雄不稔性，所以族群的細胞質變異會較爲狹隘。另外，在父本的選擇上，由於選用帶有雄不稔基因的 F_1 雜種 (Msms)，可與母本雜交產生雄不稔性的子代，不需經自交產生雄不稔植株，所以亦簡化了族群建立的程序。

Table 3. Amount and percentage of genetic contribution for entry strains of base population.

Entry strain	Calculation	Amount	Percentage
CMS			
201	11×1/2	5.500	6.358
209	11×1/2	5.500	6.358
211	1/2×(11×1/2)+3×(9×1/4)-3×(1/2×1/4)	9.125	10.549
213	11×1/2	5.500	6.358
217	9×1/2	4.500	5.202
219	9×1/2	4.500	5.202
632A	11×1/2	5.500	6.358
TN1	10×1/2	5.000	5.780
TN2	9×1/2	4.500	5.202
80A	6×1/4+9×1/4-2×(1/2×1/4)	3.500	4.046
222E	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
MF			
6	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
21	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
40	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
70	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
97	5×1/4-1/2×1/4	1.125	1.301
100	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
145	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
160	5×1/4-1/2×1/4	1.125	1.301
161	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
164-167	6×1/4-1/2×1/4	1.375	1.590
196-199	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
2R	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
129-3A	2×(9×1/4)-2×(1/2×1/4)	4.250	4.913
TAM428	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
SA6649	9×1/4-1/2×1/4	2.125	2.457
Total		86.500	100.002

Table 4. Performance of agronomic characters for entry strains of base population in spring of 1992.

Entry strain	Day to flower (day)	Plant height (cm)	Stalk diameter (cm)	Panicle length (cm)	Midrib color	Awn	Head type[a]	Resistance for shoot bug	Grain color
CMS									
80A	81.0	97.0	21.3	32.0	Green	Awnless	4	Mediate	White
201	96.4	98.5	16.5	21.0	Green	Awnless	6	Susceptible	White
209	78.0	69.2	19.5	25.6	White	Awnless	6	Susceptible	White
211	86.5	81.3	21.5	31.3	Green	Tip awn	6	Susceptible	White
213	74.5	96.0	20.0	28.3	Green	Strong awn	4	Resistant	Red
217	85.5	98.0	21.3	27.8	Green	Awnless	5	Resistant	Chalky whit
219	85.3	133.5	15.8	25.0	Green	Awnless	6	Susceptible	White
632A	89.0	94.3	18.0	28.3	Green	Awnless	5	Susceptible	White
TN1	78.5	89.0	19.5	29.3	Green	Awnless	5	Resistant	White
MF									
2R	81.3	82.6	22.8	26.2	White	Awnless	5	Resistant	White
6	87.5	127.0	19.3	34.3	Green	Strong awn	2	Susceptible	Chalky whit
21	85.5	89.0	17.3	21.5	White	Awnless	5	Susceptible	Chalky whit
40	72.0	105.0	17.0	30.3	White	Awnless	3	Resistant	Brown
70	72.3	110.5	13.0	29.3	Green	Awnless	2	Susceptible	White
80B	72.8	89.2	19.0	30.4	Green	Awnless	4	Mediate	White
97	83.8	250.3	16.8	23.3	White	Awnless	3	Resistant	Reddish bron
100	94.7	186.0	17.0	29.7	Green	Awnless	4	Susceptible	Brown
129-3A	72.0	78.5	21.0	32.5	Green	Awnless	4	Susceptible	White
145	75.0	86.7	20.7	22.5	Green	Awnless	6	Mediate	White
160	72.0	86.5	19.8	32.0	White	Awnless	5	Susceptible	Red
161	73.8	81.0	22.3	23.0	Green	Awnless	3	Susceptible	Brown
164-167	78.7	99.3	18.3	29.7	Green	Awnless	4	Mediate	Brown
196-199	80.0	75.0	24.5	25.0	White	Awnless	4	Mediate	Brown
TAM428	81.3	91.3	21.0	28.7	Green	Awnless	5	Resistant	White

a : I to 7 represent very loose panicle to very compact head. see Harlan and de Wet (1972).

參與基礎族群的品系共計 26 個，雖然 11 個雄不稔品系在族群中所佔的遺傳質比率約達 2/3 (表 3)，但經本研究室長期之評估，它們植株的表現亦不遜於雄可稔品系 (表 4)，而且品系 211、80A 及 222E 等更爲本省栽培品種 (F_1) 的母本，因此，可期望族群日後有優越的表現。Bhola Nath (1982) 認爲在建立族群的過程中，每世代的族群植株最少需要 2,000 株，而應收穫 300-500 株的雄不稔植株重組合成下一世代的族群。在本試驗中臺北種植 2,000 蜀黍，收穫 577 株雄不稔植株；在臺中則種植 5,000 株，混合 711 株雄不稔植株上的種子形成下一代，皆合乎一般族群創建的標準。

蜀黍逢機交配族群之創建除應考慮育種目標，以 (1) 組合親本的選擇，(2) 雄不稔性的參與。 (3) 親本間的相互交配和逢機交配 (Bhola Nath, 1982) 三步驟進行之外；另外在「天然逢機交配」過程方面，雖其有利基因重組且操作方便，但蜀黍天然逢機交配易受開花期早晚、株高、穗型 (散穗較密穗有利於天然雜交)、日照、溫度、濕度、栽植密度、種植行向 (與風向垂直較易逢機交配)、氣流大小、花粉量多寡等影響 (Doggett, 1988)。因天然逢機交配的結果將影響繼代族群的遺傳組成，而族群改良的效益則取決於基礎族群的遺傳組成 (Bhola Nath,1982)。Bhola Nath (1982) 亦指出若在逢機交配的過程中，以極低的選拔壓力淘汰極端不良的植株，將會使基礎族群有較好的表現。

Doggett (1982) 認爲每一個生態區 (ecological zone)，應考慮本身的環境，以建立一個適應當地環境的族群。而本省過去所選育推廣的蜀黍品種，從最早的威士 (Westland) 至目前的臺中 5 號、臺南 6 號，其雜交親本無一不是由國外引進；此種育種的做法，一直無法眞正對可適應本省特殊栽培季候、環境及具優良性狀之育種材料有所認知，以做爲選育優良雜交品種的依據。因爲國外育種家必定選育適合當地栽培及需要之品系爲雜交親本，此材料在其他地區可能並不適用。因此，除了繼續由國外引進新的種質，以增加本省蜀黍育種材料間的遺傳歧異性外，還必須創建一套符合本地需要的變異種源，以供蜀黍育種家隨時取用，選育將來市場所需的雜交品種。是以，本試驗乃選挑本省現有的優良品種及臺灣大學農藝學系作物育種研究室現有的優良品系，利用細胞質雄不稔系統進行其間的相互交配，成功地創建一套具有廣泛遺傳變異、優良性狀且適合本省栽植的蜀黍基礎族群，其除可做爲本省日後進行蜀黍族群改良之材料外，尙可提供蜀黍變異種源之保存。

二、逢機交配族群遺傳變異之估算

HS (half-sib) 及 S_1 families 各農藝性狀的平均值，自交弱勢率和遺傳變異係數詳列於表 5。HS 及 S_1 families 各農藝性狀的平均值未達 1% 的差異顯著性水準，所以其無自交弱勢存在 (Lothrop et al., 1985a)。估算遺傳變異係數 (GCV) 可探討整個族群內的遺傳變異。本試驗 GCV 以株高最高 (38%)，其次是穗重 (26.42%)，最低是葉數 (18.22%)。至於莖徑因其環境變方 (σ^2_e) 大於表型變方 (σ^2_p)，故無法估算其 GCV，亦即此性狀極易受環境的影響。在族群中 GCV 值較大之性狀，表示該性狀之後續改良增進較具潛力及效益。結果顯示本基礎族群除莖徑外，其他有關重要農藝性狀皆具有很高的 GCV 值 (18.22-38%)，提供後續族群改良有效。

HS 及 S_1 families 之各農藝性狀表現型變方、遺傳變方與環境變方列於表 6，由結果得知 S_1 的株高、莖徑、葉數、綠葉數的 σ^2_g (分別爲 1,127、2.061、1.245、0.880) 大

於 HS 的 σ^2_g (分別爲 744.5 、0 、0.968 、0.652) ；但 S_1 其開花期、穗長、穗重的 σ^2_g(分別爲 20.80 、6.742 、21.20) 卻小於 HS 的 σ^2_g (分別爲 27.74 、11.09 、92.30) 。廣義遺傳率的估算爲 σ^2_g/σ^2_p ，在株高、開花期、葉數，HS 及 S_1 其皆大於 90% ，而穗長 HS 及 S_1 分別爲 78.9% 、69.4% ；穗重分別爲 38.5% 及12.6% 因其爲後期產量性狀爲微效基因 (polygene) 作用所控制，所以遺傳率較低，而在莖徑因參與親本之變異不大，再加上環境機差項大 (以台中 5 號作爲環境估算)，所以其遺傳率甚低或爲零。

Table 5. Significant tests of agronomic character means for half-sib and S_1 families inbreeding depression (%) and genetic coefficients of variation of sorghum population in fall of 1993.

Family type	Parameter	Days to flower	Plant height (cm)	Stalk diameter (mm)	Leaf number	Green leaf number	Panicle length (cm)	Panicle weight (g)
Half-sib	Mean	52.14	143.6	21.61	10.80	7.125	29.15	72.74
	Minimum	44.75	90.5	15.50	8.75	5.500	11.50	41.62
	Maximum	80.50	231.0	28.75	13.50	9.500	37.75	114.60
S_1	Mean	53.68	143.8	21.42	10.69	7.005	28.97	70.44
	Minimum	46.75	89.8	16.25	8.75	5.000	20.50	39.53
	Maximum	75.75	253.0	31.25	15.25	10.750	34.75	101.70
S_1 mean vs. HS mean		NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Inbreeding depression from S_0 to S_∞ (%)		--	--	--	--	--	--	--
GCV*		20.20	38.00	0	18.22	22.67	22.85	26.42

--: no inbreeding depression from S_0 to S_∞ (%).

*: genetic coefficient of variation = $100 \times \sigma_A/\underline{X}$

NS: Non-significant,

本試驗遺傳變方成分之劃分，其結果詳列於表 7 。由試驗結果得知，所有調查農藝性狀的累加性變方 (σ^2_A) 皆爲正值，而顯性變方 (σ^2_D) 皆爲負值。按理論上變方的計算不可能出現負值，而 Hallauer and Miranda (1981) 指出以代數法統計之遺傳變方成分，其結果可能會有負值出現，若是負值可視爲零且不能評估 σ^2_D 與 σ^2_A 的比例。本試驗累加性變方的評估公式爲 $\sigma^2_A = 4\sigma^2_{HS}$ 其值皆大於 σ^2_{S1} 的遺傳變方($\sigma^2_A + ¼\sigma^2_D$) ，所以 σ^2_D 才會出現負值，或者是由於取樣機差所造成的。

Table 6. Estimates of components of variance and broad sense heritability of agronomic characters for half-sib and S_1 families of sorghum population in fall of 1993.

Agronomic character	Family type	Variance component			
		σ^2_e	σ^2_g	σ^2_{Ph}	h^2
Days to flower	Half-sib	1.433	27.74	29.17	0.951
	S_1	1.433	20.80	22.23	0.936
Plant height (cm)	Half-sib	11.45	744.5	755.9	0.985
	S_1	11.45	1127.0	1138.0	0.990
Stalk diameter (mm)	Half-sib	6.539	-0.669*	5.870	0.000
	S_1	6.539	2.061	8.659	0.239
Leaf number	Half-sib	0.078	0.968	1.046	0.925
	S_1	0.078	1.245	1.323	0.948
Green leaf number	Half-sib	0.045	0.652	0.697	0.935
	S_1	0.045	0.880	0.925	0.950
Panicle length (cm)	Half-sib	2.969	11.09	14.060	0.789
	S_1	2.969	6.742	9.711	0.694
Panicle weight (g)	Half-sib	147.4	92.30	239.7	0.385
	S_1	147.4	21.20	168.6	0.126

*: will be zero.

本試驗遺傳率之估算法採用 (1) 親裔回歸分析法，(2) Frey and Horner (1957) 所提出標準化值法，及 (3) 變方分析法，其結果列於表 8。以 HS 所計算出之遺傳率爲狹義，因其變方成分約爲½ σ^2_A 而 S_1 其變方成分約爲 σ^2_A ＋½ σ^2_D ，所以其計算遺傳率爲廣義之遺傳率。根據 (1)、(2) 法所算出 S_1 的遺傳率 (廣義) 皆大於 HS (狹義) ，且所調查農藝性性狀之遺傳率除 HS之莖徑和穗長未達顯著外，其餘皆達顯著。以變方分析法估算出 HS、S_1 其開花期、株高、綠葉數的遺傳率皆相當高 (0.9350.990)，此乃因一般影響遺傳率高低因素包括環境與參試樣品大小，而本試驗是以台中 5 號做爲評估環境變方，其爲雜交種所以有雜種優勢，而造成對環境變方 (σ^2_e) 估算可能低估，所以田間試驗變方分析資料估算遺傳率 ($h^2 = \sigma^2_g / \sigma^2 p = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_e)$) 可能會高估。而以三種

方法估算 HS 及 S_1 穗重的遺傳率皆較低 (0.014-0.385)，乃因穗重爲產量構成要素之一，是從種植至收穫爲整個生育期基因型與生長環境的綜合表現，其受微效基因所控制，故遺傳率較低。

Table 7. Estimated genetic variances for agronomic characters of sorghum population in fall of 1993.

Estimated genetic variance	Days to flower	Plant height	Leaf number	Green leaf number	Panicle length	Panicle weight
σ^2_A	111.0	2978	3.872	2.608	44.36	369.2
σ^2_D	-360.6	-7404	-10.510	-6.912	-150.50	-1392.0

σ^2_A : additive genetic variance.

σ^2_D : dominance genetic variance.

Table 8. Estimates of heritability for agronomic characters of sorghum determined from different formulas.

Agronomic character	b		b'		Plot basis[c]	
	Half-sib	S_1	Half-sib	S_1	Half-sib	S_1
Days to flower	0.348**	0.477**	0.466**	0.715**	0.951	0.936
Plant height (cm)	0.564**	0.748**	0.673**	0.767**	0.985	0.990
Stalk diameter (mm)	0.095	0.477**	0.125	0.538**	0	0.239
Green leaf number	0.149**	0.185**	0.395**	0.492**	0.935	0.950
Panicle length (cm)	0.051	0.271**	0.037	0.360**	0.789	0.694
Panicle weight (g)	-	0.094	-	0.014	0.385	0.126

· b: parent-offspring regression method.

b': standardized parent-offspring regression method.

: analysis of variance method.

**: significant at 1% level.

--: male sterile parent, no data measured.

HS 及 S_1 之開花期、株高、莖徑、葉數、綠葉數等五個營養生長性狀及穗長、穗重等兩個產量性狀，其性狀間之外表型相關顯著測驗詳列於表9。開花期與莖徑，株高

與綠葉數，葉數與穗重在 S_1 有極顯著的正相關，而在 HS 則無顯著性的相關存在。開花期與葉數、綠葉數，莖徑與葉數、綠葉數，穗重與株高、綠葉數，在 HS 和 S_1 皆呈顯著的正相關。開花期與葉數、綠葉數呈正相關亦即開花日數愈晚其葉數愈多。Doggett (1988) 在其著作中曾述蜀黍控制開花期的基因，也決定開花前生長期間 (duration of growth) 的葉數和節數。綠葉數與穗重有密切關係，亦即子粒充實期間其光合作用能力影響產量極大，而綠葉數是決定葉面積大小 (供源) 主要的因素。此外，在 HS 及 S_1 其株高與莖徑呈負相關，表示族群後裔選系間愈高的植株莖稈較細，易倒伏。而在本試驗中，穗長與穗重未有顯著的正相關，此因本族群內穗型之變異極大，有各種不同類型的散穗及密穗穗型。

Table 9. Significant tests of phenotypic correlation coefficients among agronomic characters of sorghum population in fall of 1993.

Agronomic character	Family type	Plant height	Stalk diameter	Leaf number	Green leaf number	Panicle length	Panicle wt. (g)
Days to flower	HS#	0.043	0.187	0.607**	0.435**	-0.051	-0.212
	S_1	0.182	0.417**	0.687**	0.706*	-0.135	0.090
Plant height (cm)	HS		-0.298*	0.140	0.229	0.152	0.473*
	S_1		-0.339*	0.238	0.283*	0.111	0.505*
Stalk diameter (mm)	HS			0.538**	0.501**	0.266	0.250
	S_1			0.550**	0.490**	-0.020	0.181
Leaf number	HS				0.835**	0.267	0.224
	S_1				0.816**	0.102	0.374*
Green leaf number	HS					0.271	0.416*
	S_1					-0.001	0.352*
Panicle length (cm)	HS						0.190
	S_1						0.202

HS: halfsib families; S: Sfamilies.

** and *: significant at 0.01 and 0.05 probability levels, respectively.

蜀黍進行族群改良其育種目標不外乎是早熟、矮性、抗倒伏、抗老化和高產，爲能在實際工作中，簡易的評估此性狀，本試驗所調查的性狀爲開花期、株高、莖徑、葉數、綠葉數及穗重。Robinson and Bernat (1963) 研究指出，穗重與產量有直線相關存在，穗重較重者其子粒產量也較高。Serist and Atkins (1991) 在進行蜀黍輪迴選種的產量評估時，也以穗重作爲評估，且其工作量較爲簡省，故本試驗以穗重來做產量之評

估。

估算自交弱勢可探討影響性狀的基因作用，若無自交弱勢則表示控制性狀的基因如達同質結合性 (homozygosity) 時，生長勢不會下降，所以此性狀爲可遺傳之累加性基因作用；而當有自交弱勢存在時，若其控制性狀之基因爲異質結合性 (heterozygosity)，則其生長勢較佳且有雜種優勢存在，所以影響其性狀的基因爲顯性基因作用。Poehlman (1979) 指出蜀黍雖爲常異交作物，其無自交弱勢存在，此爲顯著與異交作物玉米有別。而 Kambal and Webster (1965)、Rao et al. (1968)、Ross et al. (1983) 之研究亦指出，一般組合力效應在蜀黍農藝性狀極爲重要，而影響一般組合力的因子即是累加性作用的表現。

植株外表性狀的表現是受遺傳基因型及環境所影響，可用 P= G+E 表示，P 是外表型值 (phenotypic value)，G 是基因型值 (genotypic value)，E 是環境效應 (environment effect)，其變方可用 $V_P = V_G + V_E$ 表示 (Falconer, 1989)。外表型值的全變方可再細分爲 $V_P = V_G+V_E = V_A + V_D + V_I + V_E$，即遺傳基因型的變方可再劃分成由對偶基因內及對偶基因間的累加性效應及非累加性效應變方；而作物育種者最感興趣的是變方成分有多少是累加性效應，期能進行選拔的工作。

在逢機交配族群中雄可稔植株可自然自交形成 S_1 families。雄不稔植株爲天然逢機授粉而得 HS families。理論上 HS families 間之遺傳變方 (σ^2_g) 爲 $\frac{1}{4}\sigma^2_A$，而 S_1 families 間爲 $\sigma^2_A + \frac{1}{4}\sigma^2_D$，所以 S_1 的 σ^2_g 應大於 HS 的 σ^2_g，而由表 6 得知 S_1 其開花期、穗長、穗重的 σ^2_g，卻小於 HS 的 σ^2_g。另外，由表 7 得知，所有調查農藝性狀的顯性變方 (σ^2_D) 皆爲負值，而理論上變方的計算是不可能出現負值的。造成上述結果可能原因乃本試驗是在假設爲逢機交配前提下，估算各項遺傳變方；但蜀黍經天然演化成常異交作物，且雌雄花皆在穗頂，高株易授粉至矮株，而矮株花粉較難能授到高株的柱頭上，較難達完全逢機交配，因此其花粉飛散傳播與異交作物有別，如玉米其爲雌花在下雄花在上，因此極易達逢機交配，所以蜀黍估算各項遺傳變方時可能造成難以避免的誤差。若要精確的評估 σ^2_A 和 σ^2_D，則需要做匹配設計 (mating design)。Singh (1977) 研究指出蜀黍源起於熱帶，而在寒冷的天氣情況下雄可稔植株花粉飛散能力有限，導致雄不稔植株柱頭未達完全逢機授粉。而本試驗爲秋作，植株開花期間若遇低溫則可能造成上述情形。再者亦有可能是取樣機差 (sampling error) 所致。

在蜀黍的遺傳基因效應上，許多報告指出一般組合力效應大於特殊組合力效應，亦即累加性基因效應大於顯性基因效應 (Kambal and Webster,1965; Niehaus and Pickett, 1966)，而在不同蜀黍逢機交配族群研究指出在開花期、株高、穗長等重要農藝性狀，其 σ^2_A 皆大於 σ^2_D(Bittinger et al., 1981; Jan-orn et al., 1976；Lothrop et al., 1985a)。顯見累加性基因效應在蜀黍主要農藝性狀之遺傳上極爲重要，有利於育種者在進行族群改良時，早期行混合選拔 (mass selection) 即可達到成效。

遺傳率爲一數量性狀之變異性可以傳遞於後裔之程度。數量性狀遺傳率大小在育種上極爲重要，可作爲族群中性狀選拔價值之度量及傳遞力之指數。在族群改良法中選種法包括：mass selection、half-sib family selection、full-sib family selection、selfed progeny evaluation、reciprocal recurrent selection、reciprocal full-sib selection。估

算遺傳率可以決定選用適當的選種方法。Eckebil *et al.* (1977) 和 Jan-orn *et al.* (1976) 等人的試驗結果表示，對於開花期、株高等高遺傳率的性狀採用 mass selection 有極大的效果。而估算遺傳率亦可預測選拔後的遺傳增進 (genetic gain from selection)，其公式為 $R=ih^2\sigma_p$，R為對選拔增進反應(response)，i 為選拔强度 (intensity of selection)，為族群表現型值標準偏差，σ^2_p 為所選拔性狀的遺傳率 (heritability of the trait for which selection is practiced)。由公式得知遺傳率大小為決定選拔之重要因素，當遺傳率高時選拔反應會較大。Bittinger et al. (1981)、Eckebil et al. (1977)、Jan-orn et al. (1976)、Lorthrop *et al.* (1985b) 皆表示在不同蜀黍族群內對於開花期、株高、百粒重等高遺傳率性狀具有較大的選拔增進反應。

產量性狀雖是育種家所關心的，但成熟期、抗倒伏、子粒品質等也是育種者所必須考慮的，所以育種家常以兩種以上具有經濟價值的數量性狀作為選拔的對象，因此數量性狀間的相關程度在作物育種上極為重要。性狀間的相關性在遺傳上可解釋由基因之多效性 (pleiotropic) 或連鎖 (linkage) 效應所造成。以致當進行選拔一性狀後另一相關性狀亦會反應。所以若性狀間有較高的相關性存在，則可進行間接選拔 (indirect selection)，亦即當進行選拔某一性狀，其遺傳率極低時，則可考慮進行選拔與此性狀有較高相關，且遺傳率高的另一性狀之間接選拔。

三、蜀黍以 SSD 法增進世代選拔自交系之探討

第一部份為蜀黍基礎族群SSD法密植試驗，在不同密度下其植株平均存活率列於表10，在 5×5 cm 密度下其存活率 (65.57%) 約為 3.5×3.5cm (33.82%) 的兩倍，差異極為顯著，而其變域 (range) 相一致，其變異係數 (CV) 分別為 10.50% 及16.31% 。此兩種密度栽培其 SSD 的成功率詳列於表 11，在 5×5 cm 密度下其成功率 (34.09%) 亦約為 3.5×3.5 cm (17.45%) 的兩倍，差異極為顯著，變域和機差相一致，變異係數分別為 13.70% 及 29.50% ，差異頗大。而由上述結果可知，在此二種栽培密度下，SSD 法之成功率僅約存活率之一半。

Table 10. Significant tests of means of plant survival rate (%) and coefficient of variation (%) in different planted density.

Density (cm)	Replication	Plant survival rate (%)				
		$\bar{X}\pm SE$	CV (%)	Min.	Max.	Range
3.5×3.5	10	33.82±1.74	16.31	22.42	42.42	20.00
		**				
5.0×5.0	10	65.57±2.18	10.50	56.82	77.27	20.45

**: significant at 1% level.

Table 11. Significant tests of means of SSD succeed rate (%) and coefficient of variation (CV) in different planted density.

Density (cm)	Replication	SSD succeed rate (%)				
		$\overline{X}$±SE	CV (%)	Min.	Max.	Range
3.5×3.5	10	17.45±1.63	29.50	8.49	24.84	16.35
		**				
5.0×5.0	10	34.09±1.48	13.70	25.00	40.91	15.91

**: significant at 1% level, data analysis was transformated by square root.

本試驗材料爲取自逢機交配族群之雄可稔植株，族群之親本植株之外表型，如株高變異極大，葉著生部位不同，有分布疏密、上下不均一。因此，混合族群在密植下植株間將產生極大的競爭。且蜀黍具有側根和鬚根其根系極爲發達，而本試驗是在有限空間下施以肥料，植株間的根系未加以隔絕，所以其植株養分相互競爭加劇，將導致在有限供源環境下，競爭强者其營養正常，而競爭弱者生育受阻其養分水分吸收受到抑制，且又受到密植高株之遮蔽造成無法結實，以致死亡。所以，在密植下株間競爭過劇，將影響後裔族群的遺傳組成變異。

Roy (1976) 曾以混植及純植探討小麥在 SSD 法下基因型內的競爭，結果發現某一基因型在混植時因植株間競爭其成活率明顯下降。而 Tee and Qualset (1975) 則認爲株高爲影響植株間競爭重要因子。此外Ciaser et al. (1982) 曾探討春燕麥 SSD 的栽培條件，其認爲限制土壤肥力及水分的供應將有助於降低不稔實的植株數。另外 Grafius (1965) 與 Tee and Qualset (1975) 皆曾表示在進行 SSD 法時，若能利用砂質及施少許肥料將使結實株數增加。而以 SSD 法增進世代，其族群的遺傳組成將受種子的發芽率，幼苗存活率及每株產生種子能力影響 (Haddad and Muehlbauer, 1981 ; Martin et al., 1978) 。所以本試驗再用不同選拔次族群於不同環境下栽培，以得知何種條件下可得較高之 SSD 法成功率。

第二部份爲選拔族群在密植下其植株存活率、SSD 成功率及植株性狀之影響，由基礎族群選出之 9 個次族群在密植下其植株存活率和 SSD 成功率的變方分析列於表 12。由變方分析表得知，在不同區集 (即不同前作) 之環境下，其存活率和成功率皆有極顯著的差異。且由於本試驗於種植前未施肥料，而種植三個區集間 (水泥槽) 其前作分別爲休閒、玉米、蜀黍以至於每一區集的土壤環境不同，而造成區集間存活率及成功率的顯著差異。此外，選出次族群間之比較其存活率及成功率兩者也皆達顯著差異；表示在基礎族群依不同的農藝性狀 (株高、開花期、穗長) 所選出的次族群，其後代在密植環境下，族群內植株間之競爭適應值 (fitness) 不同。

Table 12. ANOVA of plant survival rate (%) and SDD succeed rate (%) of 9 sorghum selected-populations at high planting density (5×5 cm)

SOV	df	MS	
		Survival rate[a]	SSD succeed rate[b]
Block	2	0. 660*	468. 21**
Subpopulation	8	0. 459*	415. 68**
Error	16	0. 134	44. 03

[a] Data tested by square root transformation.

[b] Tested by original data.

* and ** indicate significance at 5% and 1% levels, respectively.

不同選出次族群之平均存活率和成功率列於表 13，經 Duncan 氏多變域統計分析結果得知高株 Ph (h) ，中株 Ph (m) 其存活率最高達 80% ，與矮株 Ph (d) 族群為 (65.50%) 和中穗 Pa (m) 族群 (57.89%) 有顯著性的差異，而其它族群之存活率則在 65-77% 之間。在 SSD 成功率方面則以 Ph (h) 族群 62.57% 最高，最低的則是 Ph (d) 26.90% 。依穗長及開花期不同所選拔之後裔族群在密植下，其存活率及成功率並無顯著差異。依株高選出的族群，其族群內株高皆較一致，所以株間有緩衝，以致其存活率及成功率較高。此外，若依其它不同性狀選出之族群，因其植株高度變異大，株間的競爭劇烈，所以依開花期及穗長性狀選出之族群其存活率及成功率較低。

Table 13. Comparisons among means of plant survival rate (%) and SSD succeed rate (%) of 9 sorghum selected-populations at high planting density (5×5 cm)

Subpopulation	Survival rate (%)	Duncan grouping	Subpopulation	SSD succeed rate (%)	Duncan grouping
Ph (h)*	80. 12	a	Ph (h)*	62. 57	a
Ph (m)	79. 82	a	Ph (m)	57. 31	ab
Pa (l)	77. 19	ab	Pa (l)	47. 95	bc
Fl (m)	71. 35	abc	Fl (e)	45. 91	bc
Fl (l)	70. 76	abc	Fl (l)	44. 74	c
Fl (e)	67. 84	abc	Fl (m)	44. 44	c
Pa (s)	66. 37	abc	Pa (s)	37. 13	cd
Ph (d)	65. 50	bc	Pa (m)	28. 95	d
Pa (m)	57. 89	c	Ph (d)	26. 90	d

* Ph: plant height (h): high; (m): medium; (d): dwarf.
Pa: panicle (l): long; (m): medium; (s): short.
Fl: flowering date (l): late; (m): medium; (e): early.

依開花期選出次族群植株之 SSD 法存活率、成功率及開花期差異性比較，詳列於表 14。就存活率而言，雖以前作是蜀黍的區集其 Fl (m) 較高 (84.21%)，然在 SSD 成功率，則以前作是休閒地之區集其 Fl(l)、Fl(e)(51.78% ，51.75%) 較高，且其開花期 (68.27 日) 也較其它區集爲早。開花期早、中、晚族群在各密植區集下也皆呈顯著性的差異，表現出其具有極高的遺傳率。由結果可知，蜀黍在密植下是否能結實，除了受植株間彼此競爭影響之外，尙受限於供源 (地力) 的影響。若能限制給予養分供應，則可減少其相互生長競爭所造成不結實植株的增加 (Cisar et al., 1982) 。而開花性狀係受生長積溫、光期影響甚大，且已知花期性狀爲重複基因 (multiple gene) 所控制，遺傳率較高且爲較穩定性狀，所以其變異係數較低，約在 8-15% 左右，較穗長及株高之變異 (參見表 15、16) 爲小。

Table 14. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different flowering date) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		F1(e)	F1(m)	F1(1)	F1(e)	F1(m)	F1(e)	F1(e)	F1(m)	F1(e)
Survival rate(%)		70.18	68.42	70.18	56.14	61.40	67.54	77.18	84.21	74.56
SSD succeed rate(%)		51.75	48.25	51.78	38.60	43.86	42.98	43.86	41.23	42.98
Flowering	$\overline{X}$ (cm)	68.27	76.87	86.17	87.07	89.40	100.00	83.36	88.13	93.39
	CV(%)	12.72	9.49	15.82	11.09	8.57	7.71	12.73	12.96	11.79
	t-test	c	b	a	b	a	a	c	b	a

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

Table 15. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different plant height) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)	Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)	Ph(h)	Ph(m)	Ph(d)
Survival rate(%)		85.09	94.74	64.04	83.33	71.05	61.04	71.93	73.68	71.05
SSD succeed rate(%)		69.30	76.32	27.19	64.04	57.02	33.30	54.39	38.60	20.18
Flowering height	$\overline{X}$ (cm)	99.43	84.00	57.42	77.59	73.74	47.71	70.57	66.75	51.83
	CV(%)	35.62	33.73	21.57	30.70	26.28	42.83	29.41	30.28	29.26
	t-test	a	b	c	a	a	b	a	b	c

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

Table 16. Survival rate (%), SSD succeed rate (%), and significant tests of flowering date of 3 sorghum selected-populations (depend on different panicle length) under different conditions of previous crops with high planting density (5×5 cm).

Parameters and characters		Envimoment								
		Block I			Block II			Block III		
		Fallow Previous : no			Continious cropping Previous : corn			Continious cropping Previous : sorghum		
		Pa(1)	Pa(m)	Pa(s)	Pa(1)	Pa(m)	Pa(s)	Pa	Pa(m)	Pa(s)
Survival rate(%)		78.07	56.14	71.93	74.56	63.16	55.26	78.95	63.16	71.93
SSD succeed rate(%)		58.77	34.12	42.98	54.39	23.68	33.33	30.70	23.68	35.09
Flowering height	$\overline{X}$ (cm)	10.60	8.87	7.43	10.21	7.95	6.50	9.20	7.89	6.05
	CV(%)	35.92	42.43	30.35	37.31	50.49	53.14	39.91	39.20	38.53
	t-test	a	b	c	a	b	b	a	a	b

a, b, and c: means with the same letter are not significantly different.

依株高選出次族群植株之 SSD 法存活率、成功率及株高差異性比較，詳列於表 15。在無前作下 (區集I) 其地力較佳，以 Pl (m) 存活率最高達 94.74%，而在前作是玉米 (區集 II) 以 Ph (d) 存活率最低僅 61.04%。此外就 SSD 成功率而言，則以 Ph (m) 族群在無前作之區集下最高爲 76.32%，而以 Ph (d) 族群在前作是蜀黍 (區集III) 的生育環境下其成功率最低爲 20.18%，差異極大。而不同株高族群其在密植下，以Ph (h) 族群在無前作的區集下，生長較佳爲 99.43 公分，且不同(高、中、矮) 族群在不管有無前作的環境下，皆表現高遺傳率且一致性。

依穗長選出次族群植株之 SSD 法存活率、成功率及穗長差異性比較，詳列於表 16。在不同區集下，依穗長選出的族群皆以 Pa (l) (長穗) 其存活率最高，SSD 成功率除前作是蜀黍之區集 (Block III) 外，也以 Pa (l) 最高，其可能是長穗之植株其頂端生長點幼穗分化能力較強生長勢較佳之故。而穗長長度在無前作的區集下 (Block I, 地力較佳)，表現出穗長有差異顯著性，也顯現出高的遺傳率。而在變異係數方面，因穗長爲後期結實性狀所以變異頗大，其中以 Pa (s) 短穗及中穗Pa (m)，在前作是玉米 (Block II) 時 CV 值最大，分別爲 53.14% 及50.49%；此可能由於地力較差，族群內植株競爭強者愈強弱者愈弱，致使族群內變異加劇 CV 值增大所致。

本試驗不同次族群間在區集內沒有分隔開，而導致族群間彼此會有邊際效應之影響。如 Ph (d) 因整族群皆是矮株 (高遺傳率性狀)，可能受鄰近族群植株的遮蔽以致於存活率及 SSD 成功率顯著降低。Kern and Atkins (1970) 曾指出株高爲影響蜀黍行內競爭的因素；此外 Pendleton and Seif (1962) 也描述矮性玉米其兩側若種植高株玉米則其生長和產量將受影響。Doggett (1972) 亦指出蜀黍種植密度若提高爲 200,000 株/ha，則高株之植株生長較矮株爲優勢。而由表 13 得知其族群間存活率差異不大，但 SSD 成功率差異較大，此可能是營養生長中期生育較快，植株間彼此競爭水分、養分、陽光而高株較高且根系發育較快的基因型較占優勢，爲後期生殖生長奠下基礎，而矮株競爭弱者在生育中期生長受阻，停滯以至於後期不能開花結實。

綜合上述的結果，蜀黍行 SSD 法密植栽培，在生長期間未加施肥的環境下，若依株高選出的族群可有較高的存活率達 95%，且成功率亦達 76%，而依穗長、開花期選出之族群其存活率及成功率則較低。而本試驗各次族群性狀之變域及變異可能是在生長期間次族群內植株間有競爭所致，且本試驗族群間根系未加分隔彼此間競爭，以至存活率下降影響成功結實率，若能將族群間根系隔絕種植則有助於提高存活率和結實率。因此，以 SSD 法在密植下，植株生長條件不正常以致造成植株不結實或死亡，而改變後代族群大小及遺傳組成是值得探討的問題。如 Martin et al. (1978) 曾在研究大豆雜交分離族群後代，以不同密度進行 SSD 法世代增進，結果發現以蓄意高密度栽植，經過四代後遺失 55% 植株，其質的性狀已不符合理論頻度，而量的性狀則是在高密度種植下，族群會有較多的高株及晚熟的頻度。陳 (1986) 以小麥雜交組合(F_2)族群用 SSD 法行世代增進至高世代 (F_7)，其高遺失率族群 50% 與低遺失率族群 20% 之平均值、變方、峰度、歪度等與對照組比較均無差異，其認爲在小麥以 SSD 法行世代增進其淘汰無偏向。Cisar et al. (1982) 以燕麥進行 SSD 法，繁殖二代後則發現高密度下族群遺失雖爲 34.5%，但在株高、含油量及子粒產量上與

低密度下，幾無淘汰族群比較無顯著性的差異，顯見以 SSD 法行密植種植，其遺失是屬於逢機與否？可能因作物種類淘汰高低而異。本試驗蜀黍在高密度下種植行 SSD 法世代增進，其淘汰是屬於逢機或挑選 (randomly or selectively elimated) 未加以探討。若爲逢機性則以 SSD 法密植栽培進行世代增進，利用於蜀黍育種工作中將是可行之方法，以減少栽培空間以降低人力，物力達到節約育種資源的目的。因此，蜀黍 SSD 法密植栽培是否爲逢機性淘汰，本研究室將於日後做更進一步之探討。

引用文獻

1. 陳成、黃懿秦、戴政。1977。不同生育環境下對雜交蜀黍育種之探討。國立臺灣大學農學院研究報告 17(1): 19-38.
2. 曾清田、楊靄華、謝明都、陳琮琨。1990。高粱品種改良。雜糧作物試驗研究年報(民國 79 年)：339-348.
3. 陳嘉昇。1986。小麥單籽後裔法中加速世代的應用於分離族群的表現。國立臺灣大學農藝學研究所碩士論文。臺北。
4. 謝兆樞。1985。世界蜀黍之研究現況。科學農業 33(5-6)：155-170.
5. Ali-Khan, S. T. and D. E. Weibel. 1969. Heritability and interrelationships of some agronomic characters in grain sorghum. Can. J. Plant Sci. 49:217-218.
6. Andrews, D. J. and O. J. Webster. 1971. A new factor for genetic male-sterility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 11:308
7. Atkins, R. E. 1982. Registration of IAP3BR (M)C3 sorghum germplasm. Crop Sci. 22: 165-166.
8. Bhola Nath. 1982. Population breeding techniques in sorghum. In: Sorghum in the Eighties (ed. by House, L. R., L. K. Mughogho, and J. M. Peacock). pp.421-434. ICRISAT, Patancheru PO, A. P., India.
9. Bittinger, T. S., R. P. Cantrell, J. D. Axtell and W. E. Nyquist. 1981. Analysis of quantitative traits in PP9 random-mating sorghum population. Crop sci. 21:664-669.
10. Brim, C. A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci. 6:220.
11. Brim, C. A., and C. W. Stuber. 1973. Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. Crop Sci. 13: 528-530.
12. Cisar, G., A. E. Howey, and C. M. Brown. 1982. Optimal population density and random vs. selective elimination of genotypes under a modified single-seed-descent method with spring oats. Crop Sci. 22:576-579.
13. Collins, F. C. and R. C. Pickett. 1972. Combining ability for yield, protein, and lysine in incomplete diallel of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 12:5-6.
14. Compton, W. A. 1968. Recurrent selection in self-pollinated crops without extensive crossing. Crop Sci. 8:773.
15. Doggett, H. 1970. Sorghum. Longman, Harlow.
16. Doggett, H. 1972. Recurrent selection in sorghum populations. Heredity 28:9-29.
17. Doggett, H. 1982. A look back at the 70s. In: Sorghum in the Eighties (ed. by House, L. R., L. K. Mughogho, and J. M. Peacock). pp.15-24. ICRISAT, Patancheru PO, A. P., India.

18.Doggett, H. 1988. Sorghum. 2nd ed. Longman, Harrow.

19.Eckebil, J. P., W. M. Ross, C. O. Gardner, and J. W. Maranvill. 1977. Heritability estimates, genetic correlation, and predicted gains from S progeny tests in three grain sorghum random-mating populations. Crop Sci. 17:373-377.

20.Empig, L. T., C. O. Gardner, and W. A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. Neb. Agric. Exp. Sta. MP 26 rev.

21.Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3nd ed. Longman Inc., New York.

22.Fehr, W. R. and L. B. Ortiz. 1975. Recurrent selection for yield in soybeans. J. Agric. Univ. P. R. 9:222-232.

23.Forsberg, R. A. and R. R. Smith. 1980. Sources, maintenance, and utilization of parental material. In: Hybridization of Corp Plants (ed. by Fehr, W. R., and H. H. Hadley). pp.65- 81. The American Society of Agronomy, Inc., Madison.

24.Frey, K. T. and T. Horner. 1957. Heritability in standard units. Agron. J. 49:59-62.

25.Gilmore, E. C., Jr. 1964. Suggested method of using reciprocal recurrent selction in some naturally self-pollinated species. Crop Sci. 4:323-325

26.Goulden, C. H. 1939. Proc. 7th International Genetics Congress, Edinburgh, pp. 132-133.

27.Gracen, V. E. 1986. Sources of temperate maize germplasm and potential usefulness in tropical and subtropical environments. Advances in Agronomy 39:127-172.

28.Grafius, J. E. 1965. Short cuts in plant breeding. Crop Sci. 5:377.

29.Haddad, N. I., and F. J. Muehlbauer. 1981. Comparison of random bulk population and single-seed-descent methods for lentil breeding. Euphytica 30:643-651.

30.Hallauer, A. R. and J. B. Miranda, Fo. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. press, Ames, IA..

31.Hallauer, A. R., W. A. Russell, and K. R. Lamkey. 1988. Corn breeding. In: Corn and Corn Improvement, 2nd ed. (ed. by Sprague, G. F., and J. W. Dudley). pp.463-564. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin, USA.

32.Hanson, W. D., A. H. Probst, and B. E. Caldwell. 1967. Evaluation of a population of soybean genotypes with implications for improving self-pollinated crops. Crop Sci. 7:99-103.

33.Harlan, J. R., and J. M. J. de Wet. 1972. A simplified classification of cultivated sorghum. Crop Sci. 12:172-176.

34.Ireland, J. C. 1938. Sorghum characters grouped by multiple correlations. J. Agric. Res. 56:707-710.

35.Jan-orn, J., C. O. Gardner, and W. M. Ross. 1976. Quantitative genetic studies of NP3R random-mating grain sorghum population. Crop Sci.16: 489-496.

36.Jennings, P. R. and R. C. Aquino. 1968. Studies on competition in rice . III .The mechanism of competition among genotypes. Evalutions 22:529-542.

37.Jensen, N. F., and W. T. Federer. 1965. Competition ability in wheat. Crop Sci. 5: 449-452. 38. Jones, M. D., and J. B.

Sieglinger. 1951. Effect of wind direction of natural crossing in sorghum, *Sorghum vulgare* Pers. Agron. J. 43:571-572.

39.Kambal, A. E. and O. J. Webster. 1965. Estimates of general and specific combining ablity in grain sorghum, *Sorghum vulgare* Pers. Crop Sci. 5:521-523.

40.Kern, J. J. and R. E. Atkins. 1970. Competition among among adjacent rows of grain sorghum of different height genotype. Agron. J. 62:83-86.

41.Khalifa, M. A. and C. O. Qualset. 1975. Intergenotypic competition between tall and dwarf wheat. II in hybrid bulks. Crop Sci. 15:640-644.

42.Lamkey, K. R. 1992. Fifty years of recurrent selecting in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population. Maydica 37:19-28.

43.Lausuwan, P. and R. E. Atkins. 1977. Estimates of combining ability and heterosis in converted exotic sorghums. Crop Sci. 17:47-50.

44.Liang, G. H. L., C. R. Reddy, and A. D. Dayton. 1972. Heterosis, inbreeding depression, and heritability estimates in a systematic series of grain sorghum genotypes. Crop Sci. 12:409-411.

45.Lothrop, J. E., R. E. Atkins, and O. Smith. 1985a. Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. I. Means, variance components, and heritabilities. Crop Sci. 25:235-240.

46.Lothrop, J. E., R. E. Atkins, and O. Smith. 1985b. Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. II. correlations, estimated gains from selection, and correlated responses to selection. Crop Sci. 25:240-244.

47.Mamdouh, A. F., O. E. Weibel, and R. D. Morrison. 1971. Quantitative inheritance of some head and seed characteristics in sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Crop Sci. 11: 787-789.

48.Martin, R. J., J. R. Wilcox, and F. A. Laviolette. 1978. Variability in soybean progenies developed by single seed descent at two plant populations. Crop Sci. 18:359-363.

49.Niehaus, M. H. and R. C. Pickett. 1966. Heterosis and combining ability in diallel cross in *Sorghum vulgare* Pers. Crop Sci. 6:33-36.

50.Nordquist, P. T., O. J. Webster, C. O. Gardner, and W. M. Ross. 1973. Registration of three sorghum germplasm random-mating populations. Crop Sci. 13: 132.

51.Pendleton, J. W. and R. D. Seif. 1962. Role of height in corn competition. Crop Sci. 2: 154-156.

52.Poehlman, J. M. 1979. Breeding field crops. 2nd ed. AVI Westport, Conn. pp.321 -353.

53.Rao, N. G. P., V. K. S. Rana, and D. P. Tripathi. 1968. Line × tester analysis of combining ability in sorghum. Indian J. Genet. 28: 231-238.

54.Robinson, R. G. and L. A. Bernat. 1963. Dry weight of panicles as an estimate of yield in grain sorghum. Crop Sci. 3:22-23.

55.Ross, C. O., K. D. Kofoid, J. W. Maranville, and R. L. Voigt. 1981. Selecting for grain protein and yield in sorghum random-

mating populations. Crop Sci. 21: 774-777.

56.Ross, W. H., and G. H. Hookstra. 1983. Performance of S_1 progenies from a sorghum random-mating population sampled in different years. Crop Sci. 23:89-91.

57.Ross, W. M., J. P. Eckebil, K. D. Kofoid, and C. O. Gardner. 1976. Quantitative characteristics of five *Sorghum bicolor* (L.) Moench random-mating populations. Maydica 21:177-186.

58.Ross, W. M., H. J. Gorz, F. A. Haskins, G. H. Hookstra, J. K. Rutto, and R. Ritter. 1983. Combining ability effects for forage residue traits in grain sorghum hybrids. Crop Sci. 23: 97-101.

59.Ross, W. M., S. D. Kindler, H. L. Hackerott, T. L. Harvey, A. Sotomayor, O. J. Webster, and K. D. Kofoid. 1977. Registration of RP1R and RP2B sorghum germplasm. Crop Sci. 17:983.

60.Roy, N. N. 1976. Inter-genotypic plant competition in wheat under single seed descent breeding. Euphytica 25:219-223.

61.Secrist, R. E. and R. E. Atkins. 1991 Comparison of mass selection and S1 testing recurrent-selection methods in sorghum. Jour. Iowa Acad. Sci. 98(3):134-138.

62.Singh, S. P. 1977. Use of genetic male sterility for simultaneous conversion and alien sorghums. Crop Sci. 17:482-484.

63.Snape, J. W. and T. J. Riggs. 1975. Genetical consequences of single seed descent in the breeding of self-pollinating crops. Heredity 35:211-219.

64.Stephens, J. C. and J. R. Quinby. 1945. The MS2AV10 linkage group in sorghum. J. Agric. Res. 70:209.

65.Stephens, J. C. and R. F. Holland. 1954. Cytoplasmic male-sterility for hybrid sorghum seed production. Agron. J. 46:20-23.

66.Stuber, C. W. 1980. Mating designs, field nursery layouts, and breeding records. In : Hybridization of Crop Plants (ed. by Fehr, W. R., and H. H. Hadley). pp.83-104. The American Society of Agronomy, Inc. Madison.

67.Tee, T. S., and C. O. Qualset. 1975. Bulk population in wheat breeding comparison of single seed descent random bulk methods. Euphytica 24:393-405.

68.Wilson, N. D., D. E. Weibel., and R. W. Mcnew. 1978. Diallel analysis of grain yield, percent protein, and protein yield in grain sorghum. Crop Sci. 18:491-495.

Genetic Studies on Base Population of Sorghum

Cheng Chen, Ming-Shu Chiang and Chih-Dong Lin

Department of Agronomy, National Taiwan University

Taipei, Taiwan 106, ROC

To develop a set of germplasm in order to improve plants of sorghum, nine elite cytoplasmic male sterile lines as female parents and eleven superior F_1 hybrids as male parents were made cross in this experiment. Equal amount of seeds from each cross were bulked and carried out random- mating in Taipei (TP) and Taichung (TC). The filial random-mating populations derived from the random-mating were planted in Taipei for further experimental research and made random-mating once more. Finally, the base population was developed sucessfully and had broad genetic variation and suitable growth in Taiwan. Fifty half-sib (progeny of open-pollinated male -sterile plants) and S_1 (progeny of unbaggedmale- fertile plants) families were randomly chosen from the base population. Genetic variability of agronomic characters were estimated. All of the agronomic characters did not exit inbreeding depression in this experiment, indicating they were all due to additive genetic action. Plant height had the highest estimation of coefficient of variation value. The estimation of additive variance was greater than non-additive variance for all traits in the experiment, therefore it is better to use recurrent selection for population improvement. Heritabilities for S_1 families (broad sense) were slightly higher than for half-sib families (narrow sense) by using parent- offspring regression and standard unit methods. Positive correlation were found between days to flower and leaf number, stalk diameter and leaf or green leaf number, panicle weight and plant height or green leaf number, while that of between plant height and stalk diameter, was negative. Survival rate and SSD succeed rate for 5 × 5 cm density were two-fold larger than that of 3.5 × 3.5 cm. Nine sub-populations selected for different agronomic characters were planted under environment of 5 × 5 cm density without fertilizer application. Survival rate and SSD succeed rate were higher for high-plant and medium-high-plant sub-populations selected for plant height. Survival rate and SSD succeed rate in the block without previous crops were higher than that in the block with previous crops of sorghum or corn. This experiment indicated that the SSD succeedrate could be higher if one can control the supplement of nutrition.

Key words: Sorghum, Base population, Cytoplasmic male sterility, Heritability, Genetic variance, Phenotypic correlation, Single seed descent method.

高粱胚乳臘質基因的研究

謝兆樞　黃懿秦　林智良
國立臺灣大學農藝學系

摘　要

高粱第六染色體上的臘質（Waxy）基因座是主控胚乳澱粉中粉質澱粉的生成。我們從 100 個收集保存的種源中選出9個具有代表性的品系來調查其粉質澱粉的含量。在高與低粉質澱粉含量品系間雜交所得之 F_2 後裔的變化顯示，高粉質澱粉顯然是受制於一個顯性基因，然有數個組合的 F_2 後裔並不符合 3：1 之理論分離比，此顯示除了主要的顯性基因之外，尚有一些修飾基因與之相互作用，共同影響著粉質澱粉的含量。

另外，我們亦從保存的種源中選出三個品系，來調查在人工候室中設定三種不同的日/夜溫度處理（35℃/30℃，25℃/20℃ 與 15℃/13℃）品系間粉質澱粉含量的變異。結果顯示溫度對各品系之粉質澱粉含量均具有極顯著的效應。在我們的討論裡，我們將提示初步的遺傳數據。

突變種向來是被用來作深入的遺傳研究的工具。在我們過去的工作裡，我們也在保存的種源中篩選天然的突變體或誘致新的突變體。在這次的討論中，我們敘述一個得自 EMS 處理非臘質品系 15405 的臘質突變體。由之衍生出三個品系，歷經連續自交予以繁殖固定。此三個品系後裔胚乳澱粉內的粉質澱粉含量（%）分別爲 5.1±0.2，5.7±0.4 與 5.6±0.5。由此結果我們確知 EMS 的處理已使得 15405 的 Wx 基因產生了有效的突變。關於此突變體的機制將有待進一步的研究。

關鍵字：粉質澱粉，EMS，突變，高粱，臘質基因座。

前　言

臘質基因座（Wx locus）控制禾穀類種實澱粉組成的機制在於其顯性對偶基因(allele)，可以碼定一種與澱粉粒緊密結合的葡萄糖基轉移酵素（starch-granule-bound glucosyl transferase)(Nelson and Rine, 1902；Nelson and Tsai, 1964），此即慣稱的 Wx 蛋白(waxy protein)。這種 Wx 蛋白在玉米種子的分子量爲 58 KD，在水稻種子則爲 60 KD，主司澱粉合成過程中粉質澱粉 (amylose)的合成(Nelson and Rine, 1962；Tsai, 1974；Nelson et al., 1978；Echt and Schwartz, 1981；Sano et al., 1986）。

高粱在本省主要作爲釀酒與飼料之用，優良的種實澱粉品質可提高其加工後產品之經濟價值，例如酒之香氣、飼料之營養價值(Hseih and Pi, 1979)。在普通非臘質(nonwaxy)品系胚乳中，澱粉係由75% 膠質澱粉與 25% 粉質澱粉組成；而在臘質(waxy)品系胚乳中，幾乎不含粉質澱粉(Sullins and Rooney, 1974)，其臘質基因產物(Wx 蛋白)分子量亦爲 60 KD (Hsieh, 1988)；多年來，我們已針對此基因座進行了初步的生化、免疫特性的探討（林，1991；謝與謝，1989），同時對高粱品系間該基因的遺傳特性亦有所了解（鄔等，1990a；鄔與謝，1990；鄔等，1990b）。本文擬就與高粱種實澱粉育種改良相關的主題作一簡介。

胚乳粉質澱粉含量之變異

本實驗室所保留的 100 個高粱品系，以粉質澱粉含量簡測法測定後，結果發現供試品系間粉質澱粉含量範圍 8.8% 到 41.42%，變幅達 32.62% (表一)。在水稻非臘質品種中，Willams et al.（1958) 與 Juliano (1979）均發現粉質澱粉含量有很大的差異存在。以後陸續有學者發現，造成粉質澱粉含量變異是因臘質基因座內一序列複等位基因的不同表現與其它基因座的聯合控制所致（Sano et al., 1986；Kumar et al., 1987；Yano et al., 1988）。而在玉米中，則由於轉移因子（transposable elements）插入或移出而造成此基因有不同表現的程度，致使粉質澱粉含量有所差異（McClintock, 1951；Wessler et al., 1986）。至於在高粱中粉質澱粉含量變異的原因，則尙無研究。但由水稻與玉米的例子來看，此性狀之組成與遺傳模式，可能並不單純。從高粱不同粉質澱粉含量範圍內選出具代表性的品系，進行單粒分析法分析其粉質澱粉含量，結果如表二所示。表中 129-3A，V-10 及 V-46 之粉質澱粉含量最低，均不超過 8%；其 Wx 蛋白質的相對含量均爲 9%，其它六個品系的粉質澱粉含量範圍 34.22% 到40.43%，均爲典型之非臘質型；其 Wx 蛋白質的相對含量亦頗高（60.45% -100%），此顯示兩者一定的關係確實存在，唯在含量的相關上卻沒有直線的關係。謝與謝（1989）指出高粱胚乳中粉質澱粉含量於授粉後 10- 15 天達最高量，之後會稍微下降至一定量，然後持續至生育後期。而控制澱粉合成的酵素活性，也是在授粉後第 9-10 天左右達最旺盛期，以供合成所需。由於供試的親本材料均爲授粉後 40 天左右的種實胚乳，屬於生育後期，此時粉質澱粉含量已達一穩定狀態不再增加合成，且 Wx 蛋白質之生理作用可能已完成。因此，在粉質澱粉含量與 Wx 蛋白質間沒有明顯的關係存在。所以，若要釐清此一關係，仍需以不同發育期的材料，測定 Wx 蛋白質與粉質澱粉含量才能有一明確結論。

將前述之三個低粉直澱粉含量的品系分別與六個高粉質澱粉含量之品系雜交，每一雜交組合逢機取 100 粒 F_2 種實分析其每粒之粉質澱粉含量並按 Kumar et al.（1987）之在 F_2 予以歸類成高與低粉質澱粉含量，並進行 3：1 之卡方符合度測驗，結果如表三所示。在十八個雜交組合中，計有 V-16×V-3，V-10×V-118，V-10×V-94，V-10×V-182 及 V-10×V-55 等五個組合之 F_2 不符合理論分離比，其餘十三個組合之 F2 均符合。此意謂，高粱胚乳粉質澱粉的含量基本上是受制於一個基因座的控制；高粉質澱粉之對偶基因對低粉質澱粉之基因爲顯性。唯在五個不符合理論比之組合中，有四個均爲以 V-10 作爲母本者此顯示 V-10 尙具有若干之修飾基因(modifer gene)，由於此等修飾基因與高粉質

Table 1. Amylose content in sorghum lines

Line	Amylose cotent (%)	Line	Amylose cotent (%)
129-3A	8.80	SPI 61455 Hegari	31.13
C. Kafir 5765-6-1-11-3	10.00	F.C. 8952 pw wh milo	31.19
13981	11.50	(P) Other-PI 276799c	31.19
(P) Othher-5402-3	12.00	(P) Other-PI 257598c	31.32
Kafir 5896-32-1	12.41	1727	31.42
18001	12.56	(P) Other-5463-4	31.50
北 掃	13.94	MN 766	31.50
15806	14.78	(P) Other-PI 152736c	31.57
Fexice 54 hybrid	17.52	E. Hegari	31.58
1901	25.31	Guad Sei 6662-5-2-1	31.65
5423-B	26.00	R. S. 610	31.80
DDE Shallu	26.15	E. Heg. 25248	31.91
(P) I.S-3401	26.40	(P) I.S-8237c	31.97
(P) I.S-2266	27.20	DDE Shullu 6657-25-4-6	32.03
Shallu (Taichung)	27.22	DDET 6660-2-1-2-1	32.03
C. Kafir wx 75765-1-40-3	27.22	(P) I.S-3163	32.05
(P) Other-68-1-18	27.60	DDYE HEGARI SA 7698-6-M	32.11
F.C. 11574 Reed Kafir	27.76	F.C. 4612 Fet Fulli Duein	32.34
Arizona Imperial Kafir T	27.98	F. PI. 52606 African Kafir	32.49
1103	28.00	1358	32.56
(P) I.S-7822	28.21	(P) I.S-2319	32.56
BR 64	29.13	Yel End Combin Shallu	32.64
139515	29.57	S.A. 1026-124-M-2	
Sa 367TEXAS Bh Kafir	29.59	(P) Other-3914-3	32.68
(P) I.S-8361	29.59	MN 878	32.72
S. A. 281 Early Hegari	29.59	DD wh Heg. 6645-4	32.94
F. C. 6607 Bh Kafir Line 153	29.66	48770 wh Kafir	33.02
(P) I. S-8088C	29.70	(P) Other-62-126-1	33.25
(P) Other-3911-2	29.90	(P) Other-5976-3	33.27
SA 278 Arizona Hegari	30.05	(P) I.S-6271c	33.33
Arizona	30.05	(P) I-S-68820c	33.33
Rice Kafir (Tall Mutation) T	30.20	DD Yel End Hegari	33.40
(P) Other-3917-3	30.40	S.A. 7532-1-2-2-4-3 8/6	
(P) Other-S-A 1995c	30.61	12311	33.71
29013	30.66	T.S. 7313 Hegari	33.71
0786	30.81	2481	33.86
(P) I.S-8264c	30.87	(P) Other-5813	33.98
(P) 2316c	30.93	(P) Other-PI 152705c	34.24
S.A. 278 Arizona Hegari	31.00	SA 1595-1-8 Combine Hegari	34.32
S.A. 310 Highland Kafir	31.11	E. Heg. X Bonta 5820-17-5-7	34.32
F.C. 8956 pearl Kafir	34.40	Arizona 4s 2650 Shullu	35.77
D.Shullu 5463-15-5-4	34.40	C. Kafir 6062-1-8-3	36.00
(P) Other-68-22-87	34.40	Coastland	36.08
C. Kafir ex 5809-4-2	34.63	臺北農家種	36.15
DDE Hegari SA 7598-6-M	34.70	Kafir 4 dose (B)	36.84
(P) Other-PI 156759c	34.75	1884	36.99
SA 7529-55-1-1-1-1	34.93	Shallu 5378	37.53
S. dummondii	35.01	DDET 6660-2-1-2-1	39.21
15405	35.16	1150	40.12
139077	35.62	DDE Shallu 6657-25-4-6	40.27
T.S. 7313 Hegari	35.69	Shallu	41.42

澱粉對偶基因的交感作用，致使 V-10 與其它低粉質澱粉含量之 V-46、129-3A 表現不同。此種影響臘質基因座表現的修飾基因在水稻的研究裏非常普遍（古與李，1981；Kumar et al., 1987；Kumar and Khush, 1988)。本試驗材料之 V-10，修飾基因表現至爲頻繁與明顯，頗值得作更深入的探討。

然就表三言，若將 F_2 種實之粉質澱粉含量的分佈視同連續變異，而不加以分類，則按 Wright (據 Castle, 1921) 與酒井 (1952) 等之方法，來推論其有效基因數時，由表三復可整理得表四（去除明顯之修飾基因作用之個組合）。由表四得知，參試組合之 r_1 由 1.39 至 8.95，r_2 由 0 至 3.42。此顯示，胚乳的臘質與非臘質特性雖以臘質基因座爲其遺傳標識，然就胚乳含量言，參與的基因不在少數。

異常溫度下高粱胚乳粉質澱粉含量之遺傳分析

參試的三個品系 V31、V51 和 V159 於臺大人工氣候室不同溫度下發育成熟之種實粉質澱粉含量分析顯示，三個品系之種實粉質澱粉含量均對溫度效極顯著（p<0.01），表示三個品系之種實粉質澱粉含量均受溫度的影響。進一步分析各品系的種實粉質澱粉含量在不同溫度下發育變化趨勢，V31 在中高溫（25-35℃日溫）下發育之種實粉質澱粉含量呈現穩定；V 51 爲在中低溫（25-15℃ 日溫）下發育之種實粉質澱粉含量呈現穩定；V159 爲三種溫度下發育其種實粉質澱粉含量均呈不穩定的品系。

爲了瞭解三個對溫度不同反應型的品系，在田間不同期作栽植下的種實粉質澱粉含量的實際表現。於民國 82 年與 83 年，分爲兩個期作種植於臺大農場。春作於三月上旬育苗，六月下旬收穫；秋作於八月初育苗，十二月中旬收穫。變方分析結果顯示，期作間的效應對種實粉質澱粉含量，對 V31 爲顯著（p<0.05）、V159 爲極顯著、V51 則爲不顯著。V51 不顯著的原因可能是本身種實粉質澱粉含量對溫度反反應變化幅度較小，因此不易在田間各種自然條件的綜合作用下表現出期作間的差異。年度

Table 2. Amylose content and Wx protein relative content of nine representative lines

Line code No.	Amylose content(%)*	Wx protein relative content(%)**
129-3A	5.65	0
V-10	6.92	0
V-194	37.27	60.45
V-3	39.73	91.43
V-55	37.22	69.78
V-118	40.43	82.28
V-182	38.46	69.78
V-46	7.57	0
V-25	34.22	100.00

* Amylose content was calculated on the dry weight of single seed.

** Relative content was extimated on the basis of the density of protein band; V-25 with the greatest density was shown as 100% .

Table 3. Range of amylose content in F_2 seeds from different crosses of high and low amylose content

Cross	Amylose class (%)	Observed frequency	X2 (1:3)
129-3A X V-25	1.92- 3.43	24	0.05
	13.25-24.34	76	
129-3A X V-118	1.92- 3.43	22	0.48
	17.28-28.26	78	
129-3A X V-3	1.91- 3.16	33	3.41
	9.73-32.15	67	
129-3A X V-194	1.91- 3.68	18	2.61
	9.73-29.12	82	
129-3A X V-182	1.92- 4.18	22	0.48
	18.04-34.41	78	
129-3A X V-55	1.92- 5.44	29	0.85
	11.99-28.12	71	
V-46 X V-25	2.67- 3.68	24	0.05
	13.79-25.60	76	
V-46 X V-118	3.43- 5.95	28	0.48
	16.28-30.13	72	
V-46 X V-3	17.28-24.59	81	-
	25.83-31.39	19	
V-46 X V-194	2.42- 5.19	23	0.21
	11.49-31.64	77	
V-46 X V-182	3.68- 5.44	18	2.62
	23.07-36.18	82	
V-46 X V-55	3.68- 9.73	21	0.85
	16.53-30.63	79	
V-10 X V-25	15.77-19.80	31	1.92
	20.05-26.10	69	
V-10 X V-118	2.67- 8.47	4	-
	13.50-19.80	74	
	20.05-28.11	22	
V-10 X V-3	1.92- 4.18	27	0.21
	12.24-28.62	73	
V-10 X V-194	12.75-19.80	61	-
	20.05-25.85	39	
V-10 X V-182	13.25-19.80	75	-
	20.05-25.09	25	
V-10 X V-55	12.24-19.80	67	-
	20.05-24.59	33	

Table 4. Number of effective genes estimated on the basis of amylose content in F_1 and F_2 from crosses between high and low amylose content

Entry	P_1	P_2	F_1		F_2		No. of effective gene*	
	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	r_1	r_2
129-3A×V-194	5.65	37.27	24.04	6.21	16.99	54.95	2.56	0.14
129-3A×V-3	5.65	39.73	22.92	2.73	13.74	74.17	2.03	0.00
129-3A×V-55	5.65	37.22	26.34	4.31	16.79	88.67	1.48	0.29
129-3A×V-118	5.65	40.43	26.65	0.25	18.22	74.07	2.05	0.09
129-3A×V-182	5.65	38.46	25.09	0.25	21.10	97.14	1.39	0.10
129-3A×V-25	5.65	34.22	20.94	16.57	15.60	57.81	2.47	0.02
V-10×V-3	6.92	39.73	28.48	5.32	15.76	78.00	1.85	0.37
V-10×V-118	6.92	40.43	26.70	0.79	17.58	16.74	8.95	0.58
V-46×V-194	7.57	37.27	37.60	3.61	17.68	71.02	1.64	3.42
V-46×V-55	7.57	37.22	31.22	3.06	20.69	73.44	1.56	1.11
V-46×V-118	7.57	40.43	29.48	1.31	16.78	66.37	2.07	0.46
V-46×V-182	7.57	38.46	25.19	6.12	23.63	86.46	1.48	0.06
V-46×V-25	7.57	34.22	30.31	4.50	16.12	59.30	1.62	1.62

* r_1 and r_2 denote number of effective factors by Wright (in Castle) and Sakai, respectively.

間的效應，在三個品系均呈顯著的粉質澱粉含量變化。在三個品系中，V31 和 V159 的種實粉質澱粉含量，春作明顯高於秋作，V51 則沒有明顯的差異，而在期作間表現穩定的狀態。

比較人工氣候室不同溫度與田間春秋兩期作的種實粉質澱粉含量改變的情形，V31 可說是得到一致的結果，亦即較高溫的春作發育的種實，其粉質澱粉含量高於較低溫的秋作發育的種實；相對的，V51 在春秋兩期作種實粉質澱粉含量並無明顯的變化，此結果與人工氣候室不同溫度的結果無一致性，顯示較複雜的田間環境條件可能抵消溫度的作用，反而使其種實粉質澱粉含量在不同期作間維持恆定；V159 在人工氣候室不同溫度下，發育出不同的種實粉質澱粉含量，且其變化幅度在三個品系中爲最高，表示其種實粉質澱粉含量受到溫度的作用很大，因此可以解釋其種實粉質澱粉含量在兩個期作發生明顯改變的部份原因。綜上所述，由人工氣候室的資料可以確定 V31、V51 和 V159 之種實粉質澱粉含量變化，爲對溫度反應不同型之品系。但是在田間栽植的情況下變因成份較爲複雜，故其結果乃與人工氣候室的結果有所差異。

高粱臘質基因的誘變

從高粱非臘質品系的種子經由 EMS 的處理，並在其 M1 植株花穗的自交裡，我們獲得了一個突變株。由此突變株衍生出三個品

系，歷經連續自交予以繁殖固定。

本試驗總共處理 4,300 高粱種子，實際存活之株數爲 707 株，其中 25 株爲對照組，682 株爲處理組。每株取樣進行花粉鏡檢，結果如表五所示。從正常花粉與不正常花粉所佔的比例來看，EMS 處理對各種基因型的各別植株均有不同程度的影響。在 WxWx 基因型的植株花序中檢查其是否帶有 wx 的花粉，則意謂 EMS 的處理導致 Wx 基因座的改變。由表五花粉鏡檢，利用碘液可以分辨帶有 Wx 與 wx 對偶基因的花粉特性，挑出可能以嵌合體（chimaera）形式存在但卻可遺傳的突變植株，本實驗計得 5 株，其中第 1、2、4 號處理各有 1 株，植株代號分別爲 1-141t、2-2-35 及 2-4-71；第 3 號處理則得 2 株，植株代號分別爲 2-3-4 與 2-3- 67。各處理方式對於隱性突變的誘致效果並不明顯，所得的 5 株於 78 年秋繼續繁殖，檢查花粉基因型（Wx 與 wx），並套袋自交，結果列於表六。由表六得知，繁殖的高粱植株受 EMS 的葯害仍在，不正常花粉所佔的比率極高，介於 41.32% - 88.25% ，各株花粉中屬於 wx 突變型者以 2-2-35 爲最高，約占 2.16% ，其餘者均不及 1% ；植株自交的種實結實率偏低，亦以 2-2-35 爲最高，得到 87 粒自交種子，隨後即以此植株之後裔選出純質結合 wxwx 之突變體。

79 年春將上述 87 粒自交種子播種，在存活的植株進行花粉鏡檢，同時所得自交種子全部逐粒檢查胚乳，計獲得 I-12-2、I-14-2 與 I-15-4 三株 M2 同行結合體（wxwx7980）。經 79 年秋與 80 年春、秋之自交，選拔生長優良的個體，繼續維持，其結果如表七所列。由於誘變之植株生長發育比正常植株弱小，尤其種子結實率均偏低且發育不佳。隨後的胚乳粉質澱粉含量的分析則選取分別來自 79 年春 I-12-2、I-14-2 與 I-15-4 之生長良好的 80 年秋後裔：0703、0701 及0705，結果如表八所列。由表中得知，三株純質結合的突變體的粉質澱粉含量（% ）分別爲 5.1±0.2、5.7±0.4 與 5.6±0.5，與其誘變來源品系 15405 的臘質同源系 15806 比較，含量顯見相同，我們推測此等個體的 Wx 基因已因 EMS 的處理發生改變，無法再表現控制大部分的粉質澱粉合成功能，此三個品系應爲 15405 的突變品系無訛。

Table 5. Results of scanning the pollen grains on M_0 plants induced by EMS.

Code no. of treatment	Genotype	No. of viable plant	Estimated no. of pollen sample	Normal pollen (%)	Aborted pollen (%)	No. of plants with wx pollen grains
1	WxWx	254	38, 420	40. 72	59. 28	1
2	WxWx	197	37, 706	26. 89	73. 11	1
3	WxWx	119	32, 263	17. 57	82. 43	2
4	WxWx	98	33, 760	15. 59	84. 41	1
5	WxWx	14	28, 824	87. 27	15. 73	0
6	wxwx	(25)	32, 480	69. 09	30. 91	(25)
Tot al		707				5

Table 6. Frequency of nonwaxy (Wx) and waxy (wx) pollen grains and nunmer of selfed seed produced on M_1 plants induced by EMS

Pedigree no. of M_1 Plants	Estimated no. of pollen sample	Wx pollen (%)	wx pollen (%)	Aborted pollen (%)	No. of selfed seed
1-1-41t	52,711	58.40	0.28	41.32	0
2-2-35	24,635	34.97	2.16	62.87	87
2-3-45	21,169	11.43	0.32	88.25	0
2-3-67	24,302	19.91	0.02	80.06	4
2-4-71	28,644	12.81	0.65	86.51	0

Table 7. Derived lines and number of seed produced of the recessive wx mutant 2-2-35

1990 spring	1990 fall	1991 spring	1991 fall	No. of seed
I-12-2 wx	0303-3	1702c-1	0703	962
I-14-2 wx	0304-1	1701c-1	0701	205
	0305-8	1706c-1	0707	74
I-15-4 wx	0306-3	1701b-1	0702a	18
	0606-5	1703b-1	0704	80
	0303-6	1707-1	0708	489
	0307-5	1705-1	0706	364
	0307-7	1711a-1	0709	103
	0307-15	1704c-1	0705	1657

Table 8. Amylose content of the waxy mutants

Line	Pedigree	Amylose content X ± SD (%)
15405	Source line WxWx	36.5 ± 0.5
15806	Waxy isogenic line of 15405	5.3 ± 0.3
81S 1502	Progeny of 80F0703 (wx mutant)	5.1 ± 0.2
81S 1501	Progeny of 80F0701 (wx mutant)	5.7 ± 0.4
81S 1504	Progeny of 80F0705 (wx mutant)	5.6 ± 0.5

展　望

我們所著手探討的高粱臘質基因是繼玉米、水稻、大麥、小麥之後的另一個禾穀類的臘質基因系統；另外在馬鈴薯亦有相同的研究（Vos-Scheperkeuter et al., 1986）。顯見臘質基因對於禾穀類種實及馬鈴薯塊莖之澱粉與食性的品質都有直接的影響；而且臘質基因座所呈現的天然與人爲變異，也顯示此基因座的細微構造有深厚的研究潛能。因此，在我們逐漸掌握高粱臘質基因的遺傳特性之後，我們亦開始準備以誘變的方式來作深入探討此基因對於澱粉合成過程的調控機制以及基因本身的分子特性。這方面的研究也是以玉米臘質基因座的對偶基因的多樣化最具代表性（Nelson, 1987），其中有31個臘質基因的隱性突變及一些不穩定的突變，都是由於移位元素 (transposable element) 的插入所引起的。Wessler and Varagona (1985) 就利用 RFLP 分析法檢定了22個臘質基因的穩定突變品系，結果其中有7個的轉錄單位（transcription unit）具有額外序列的插入，另外有4個則是發生序列的刪除。高粱臘質基因對於高粱種實的飼料與加工釀製品質的影響已如上述，因此，對於此基因的深入探討，對於品質改良的育種，能對品種特性的掌握上提供可靠的根據，於學於用均有望焉！

參考文獻

1. 古明萱、李成章。1981。水稻米粒蛋白質和澱粉醣含量之遺傳。屏東農專學報 22：24-33。
2. 林薰生。1990。臺灣高粱之生產改進與展望。科學農業 38：12-21。
3. 酒井寬一。1952。植物育種學。朝倉書店。東京。
4. 黃懿秦、陳成、畢中本。1975。蜀黍育種之研究。科學農業 23(3-4)：153 -165。
5. 鄔家琪、謝兆樞、黃懿秦。1990。蜀黍胚乳臘質基因的遺傳研究。(三)胚粉澱粉含量之變異。臺大農學院研究報告 30(2)：31-39。
6. 謝兆樞、畢中本。1979。蜀黍臘質基因影響種實性狀與製酒量、製酒品質之研究。中華農學會報新 106：30-51。
7. 謝旭亮、謝兆樞。1989。蜀黍臘質基因的遺傳研究。二、胚乳臘質基因座產物(Wx 蛋白質) 的免疫特性。臺大農學院研究報告 29(2)：23-28。
8. Castle, W. E. 1921. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in case of boending inheritance. Science (N.S.) 54:223.
9. Echt, C. S. and D. Schwartz. 1981. Evidence for the inclusion of controlling elements within the structural gene at the waxy locus in maize. Genetics 99:275-284.
10. Hsieh, J. S. 1988. Genetic studies on the Wx gene of sorghum. I. Examination of the protien product of the waxy locus. Bot. Bull. Academia Sinica 29:293-299.
11. Hsieh, J. S. and C. P. Pi. 1979. Effect of the waxy gene on grain quality and wine production in sorghum. J. Agric. Assoc. China New Series 106:30-51.
12. Juliano, B. O. 1971. A simplified assay for milled-rice amylose. Cereal Sci. Today 16: 334-340.
13. Juliano, B. O. 1979. The chemical basis of rice grain quality. In: Proc. Workshop Chem. Aspects Rice Grain Quality. IRRI. pp.69-90. 14.Khush, G. S., R. J. Singh, S. C. Sur, and A. L. Librojo. 1984. Primary trisomics of rice: origin, morphology, cytology and use in linkage mapping. Gen-

etics 107:141-163.

15.Kumar, I. and G. S. Khush. 1988. Inheritance of amylose content in rice (*Oryza sativa* L.). Euphytica 38:261-269.

16.Kumar, I., G. S. Khush, and B. O. Juliano. 1987. Genetic analysis of waxy locus in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 73:481-488.

17.McClintoek, B. 1951. Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Bilo. 16:13-47.

18.Nelson, O. E. and H. W. Rines. 1962. The enzymatic deficiency in the waxy mutant of maize. Biochem. Biophys. Res. Commum. 9:297-300. 19.Nelson, O. E. 1987. The waxy locus in maize twenty-five years later. Genetics 110:339- 342.

20.Sano, Y. 1984. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. Theor. Appl. Genet. 68:467-473.

21.Sano, Y., M. Katsumata, and K. Okuno. 1986. Genetic studies of speciation in cultivated rice. 5. Inter- and intra-specific differentiation in the waxy gene expression in rice. Euphytica 35:1-9.

22.Sullins, R. D. and L. W. Rooney. 1974. Microscopic evaluation of the digestibility of sorghum lines that differ in endosperm characteristics. Cereal Chem. 51:34-142.

23.Takeda, K. and T. Sasak. 1988. Temperature response of amylose content in rice varieties of Hokkaido. Japan. J. Breed. 38： 367-362.

24.Tsai, C. Y. 1974. The function of the waxy locus in starch synthesis in maize endosperm. Biochem. Genet. 11:83-96.

25.Vos-Scheperkeuter, G. H., W. DeBoer, R. G. F. Visser, W. J. Feenstra, and B. Witholt. 1986. Identification of granule-bound starch synthase in potato tubers. Plant Physiol. 82:411-416.

26.Weatherwax, P. 1922. A rare carbohydrate in waxy maize. Genetics 7: 568-572.

27.Wessler, S. R. and M. J. Varagona. 1985. Molecular basis of mutations at the waxy locus of maize: Correlation with the fine structure genetic map. Proc. Natl. Acad. Sin. USA. 82:4177-4181.

28.Wessler, S. R., G. Baran, M. Varagona, and S. Dellaporta. 1986. Excision of Ds produces waxy proteins with a range of enzymatic activities. EMBO J. 5:2427-2432.

29.Williams, V. R., W, T. Wu, Y. Tsai, and H. G. Bates. 1958. Varietal differences in amylose content of rice starch. J. Agric. Food Chem. 6:47-48.

30.Yano, M., K. Okuno, H. Satoh, and T. Omura. 1988. Chromosomal location of genes conditioning low amylose content of endosperm starches in rice, *Oryza sativa* L. Theor. Appl. Genet. 76:183-189.

Studies on the Waxy Gene in Sorghum Endosperm

Jaw-Shu Hsieh, Yih-Ching Huang, and Chih-Liang Lin

Department of Agronomy National Taiwan University

The Waxy locus on the sixth linkage group in sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) controls the production of amylose in the endosperm. We had investigated the amylose content of our 100 collected germplasms. Nine representative lines were selected to study the genetic variation of amylose content. Variation of amylose content shown in F progenies from crosses between high and low amylose lines indicated that high amylose content was conditioned by a single dominant gene. F_2 progenies from several crosses did not fit well with 3:1 ratio,suggesting that one of the entries has modifiers to interact with the dominant major gene.

The other three lines were selected for the investigation on the amylose content under different temperature treatment. The treatments were set at 35℃ (day)／30℃ (night), 25℃／20℃ and 15℃／13℃, respectively，in the phytotron. The entried lines show significant difference in amylose content among temperature treatments. The preliminary genetic data would be shown in this discussion section.

Mutants have long been used in genetic studies. In our previous work, we had screened out several waxy mutants from spontaneous and induced mutants from our collected sorghum germplasms. In this discussion section, we would describe a waxy mutant of sorghum plant attained following the EMS treatment of the seeds of the nonwaxy sorghum line 15405 and self-pollination of the M1 plants. Upon such a mutation, three lines, I-12-2, I-14-2 and I-15-4 have been derived. It is observed that the amylose content (％) of endosperm starch of the progenies of the three lines were 5.1 ± 0.2, 5.7 ± 0.4 and 5.6 ± 0.5, respectively. The results suggest that the EMS treatment has induced a mutantion at the Wx locus of 15405. The mechanism of the mutagenesis of the locus shall be further investigated.

Keywords: Sorghum, Amylose, EMS, Mutation, Waxy locus.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所專刊第49號(1995)

水份逆境對高粱生理性狀之影響

古明萓[1]　李成章[2]

[1] 國立屏東技術學院農園生產技術系
[2] 國光路中興大學農藝學系

摘　　要

為探討高粱在生殖期間在缺水逆境下之生理反應，及其對產量影響，本試驗採用臺中5號及其親本2R與80B為材料。植株在孕穗期予以2、4或8天之斷水處理；試驗結果顯示：葉片之葉面積，葉綠素含量、可溶性蛋白質含量、硝酸還原酵素活性、澱粉含量和比葉重隨斷水處理時間加長而減少，NAR、預存物質含量、及乾物重亦呈現類似表現；然而，葉片總糖含量卻表現相反結果。不同品系在孕穗期經不同斷水處理之生理反應在各生育時期表現不一，品系在生育末期若能維持較高生理活性將有較大乾物重表現。

關鍵語：高粱、缺水逆境、生理反應、生殖生長期。

前　　言

對大多數作物而言，生殖生長期間水份含量之高低，往往是造成產量降低之主要原因，缺水對作物之影響卻依作物之生育時期而定(Ober et al., 1991)。高粱雖屬耐旱作物，在水份充份供應下其種子充實速率更佳(Undersander, 1986)，然隨著田間灌溉時期不一，造成穗數、穗重表現亦有不同(Grant et al., 1989；Hooker, 1985)。缺水造成植株乾物重、收穫指數及百粒重之降低(Sloane et al., 1990)，或因花與種子不育(Cox and Jolliff, 1986；Grant et al., 1989)，或因植物生理活性衰退(Frederick et al., 1990；Wolf et al., 1988)所致。而不適當之水份供應影響植株生理狀況表現，諸如光合能力衰減(Chaudhuri and Kanemasu, 1982；Seropian and Planchon, 1984)，硝酸還原酵素活性降低(Chandra et al., 1983；Wolfe et al., 1988)等。在缺水情況下，引起高粱穀粒乾物降低敏感時期，有謂幼穗分化期(Ackerson et al., 1980)、抽穗期(Eck and Musick, 1979)、穀粒充實期(Contsable and Hearn, 1978；Inuyama, 1980)等。本研究室未發表之報告指出水份在生殖生長期間之影響，尤以孕穗期為甚，其花粉粒活性不僅大大衰退，且種子充實期之發育亦受損甚重；說明高粱在生殖生長期間水份對產量之重要性。本試驗針對高粱在生殖生長期間水份對生理反應之影響作一探討，以確切明瞭影響小穗發育之生理性狀原因。

材料與方法

試驗材料：以高粱臺中五號及其親本80B與2R爲材料進行試驗。

試驗方法：試驗採盆栽方式，以內徑20公分、高30公分之陶盆，內裝混合土壤(風乾之分質壤土：泥碳土：珍珠石＝1：1：1)，利用張力計(tensiometer)控制土壤水分含量，並與土壤最大容水量90%(土壤有效水分約爲-0.15 MPa)相比較，使其維持土壤最大容水量之40%(土壤有效水分約爲-0.8 MPa)植株管理同一般田間管理，在孕穗期予以2、4及8天之斷水處理，採完全逢機設計，每次取樣三株。

調查項目：上述處理在生育期間進行下述項目之調查：

1. 葉面積：利用葉面積測定儀(LI-3100，美國Li-Cor公司產品)測定。

2. 葉綠素含量：葉片樣品經丙酮萃取過濾後，再依Arnon法(1959)測定。

3. 可溶性蛋白質含量：取酵素萃取液置於試管中，加入Bio-Rad試劑，利用Bio-Rad Protein分析法(1977)分析。

4. 葉片水勢：取10枚葉圓片(直徑1.96 cm^2)，利用HR-33T thermocouple psychrometer測定。

5. 硝酸還原酵素活性：將組織葉片置於反應液中，經水浴振盪，再加入含有sulfani- lamide及N-1-naphthylethylenediamine-HCl之亞硝酸反應液，依Jawerski法(Wolfe et al., 1988)分析。

6. 葉片溶質含量：利用電導度測定儀測定。

7. 葉莖與穀粒之全糖及澱粉之測定：將樣品乾燥磨粉後，利用anthrone法測定(Yoshida et al., 1972)。

8. 淨同化作用速率：計算單位時間內單位平均葉面積乾物重變化(Kvet et al., 1971)。

$$NAR=\frac{2(w2-w1)}{(A2+A1)(T2-T1)}$$

W1 : t1 取樣時乾重

W2 : t2 取樣時乾重

A1 : t1 葉面積

A2 : t2 葉面積

t1 : 第一次取樣時間

t2 : 第二次取樣時間

9. 農藝性狀調查。

結　　果

高粱植株在孕穗期不同斷水處理之葉片硝酸還原酵素活性示於圖1A；酵素活性隨斷水時間加長而降低，80B品系酵素活性隨生育期增加而減少。臺中5號在抽穗期及2R品系在乳熟期分別有較大之酵素活性表現。

葉片可溶性蛋白質含量示於圖1B；各品系斷水處理在乳熟期有最大可溶性蛋白質含量。在各生育期80B品系較其他品系含有較高之可溶性蛋白質含量。

葉綠素含量變化(圖1C)與硝酸還原酵素活性變化類似。

葉面積變化示於圖1D，圖中顯示各品系經不同斷水處理後葉面積表現，以斷水8天者最差，2R品系之葉面積經斷水後較其他品系大，且對照組及斷水2天在抽穗期呈現最大葉面積表現。

葉片總糖含量示於圖2A，各品系總糖含量隨斷水日數增加而增加，且在乳熟期達最高，斷水8天處理以臺中5號總糖含量最

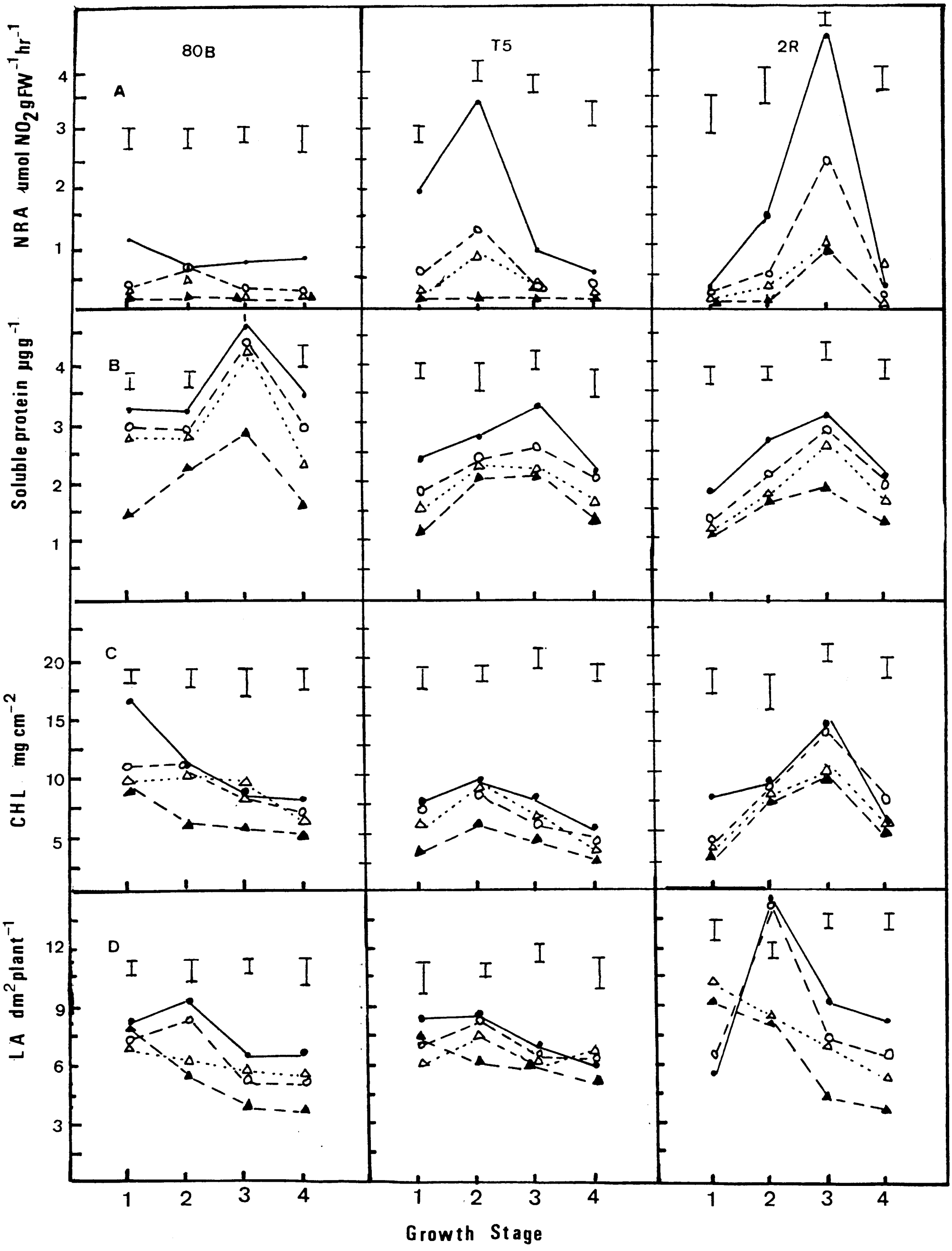

Fig 1. The leaf (A) nitrate reductase activity, (B) soluble protein contents, (C) chlorophyll contents and (D) leaf area of three sorghum genotypes undr water stress on different growth stage.

* ● control.

○ two days water stress treatment.

△ four days water stress treatment.

▲ eight days water stress treatment

** 1. Booting stage, 2. Headint stage, 3. Milk-repining stage, 4. Maturing stage.

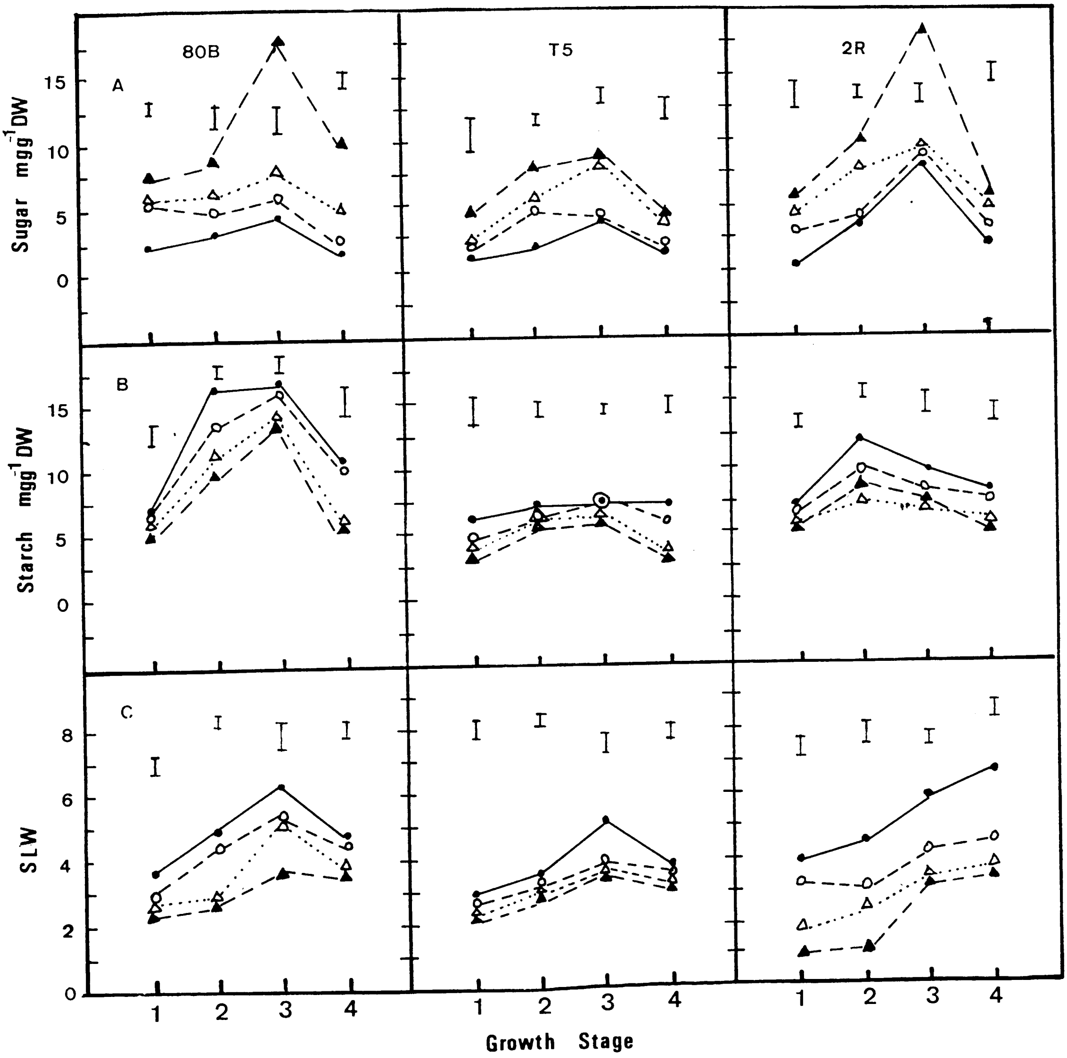

Fig 2. The leaf (A) total sugar contents, (B) starch contents, (C)specific leaf weight of three sorghum genotypes under water stress on different growth stages.

* ● control.

○ two days water stress treatment.

△ four days water stress treatment.

▲ eight days water stress treatment.

** 1. Booting stage, 2.Heading stage, 3. Milk-repining stage, 4. Maturing stage.

低。

葉片澱粉含量變化 (圖 2B) 與硝酸還原酵素活性相似，唯各品系在抽穗期有最大澱粉含量，且以 80B 品系之澱粉含量較高。

圖 2C 係表示比葉重變化。80B 與臺中 5 號在乳熟期有最大比葉重，2R 之比葉重則隨生育期增加而增加；斷水處理時間愈長比葉重愈少；8 天斷水處理之比葉重在各品系差異不大。

淨同化作用速率與植株預存物質示於圖 3。80B 品系斷水 8 天處理在成熟期之淨化作用速率降至零，臺中 5 號及 2R 仍有些許淨同化作用速率存在。斷水 8 天在抽穗期有最大NAR。斷水 2 天，或對照組則在乳熟期有較大 NAR(圖 3A)。

80B 品系之預存物質隨生育時期增加而減少 (圖 3B)，臺中 5 號及 2R 在乳熟期呈最大預存物質後下降，2R 在各生育期有較大預存物質表現。

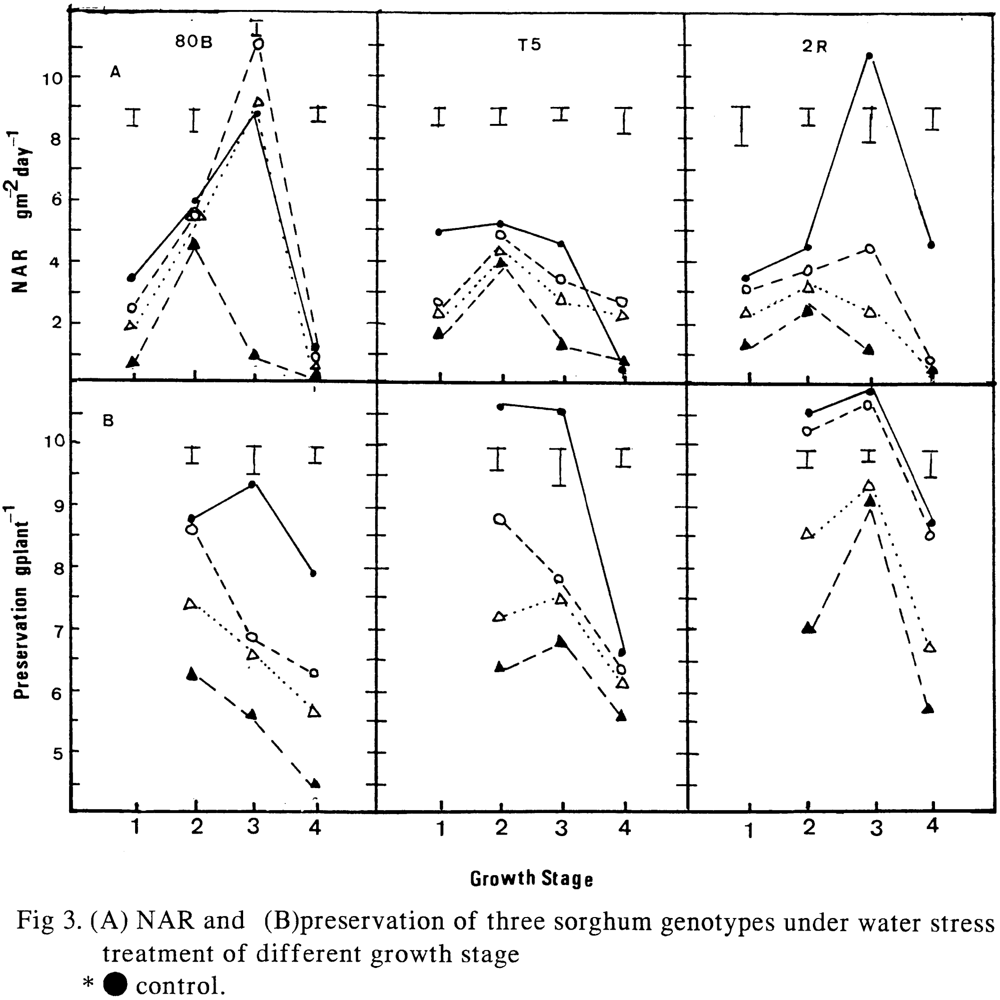

Fig 3. (A) NAR and (B)preservation of three sorghum genotypes under water stress treatment of different growth stage

* ● control.

○ two days water stress treatment.

△ four days water stress treatment.

▲ eight days water stress treatment

** 1. Booting stage, 2. Headint stage, 3. Milk-repining stage, 4. Maturing stage.

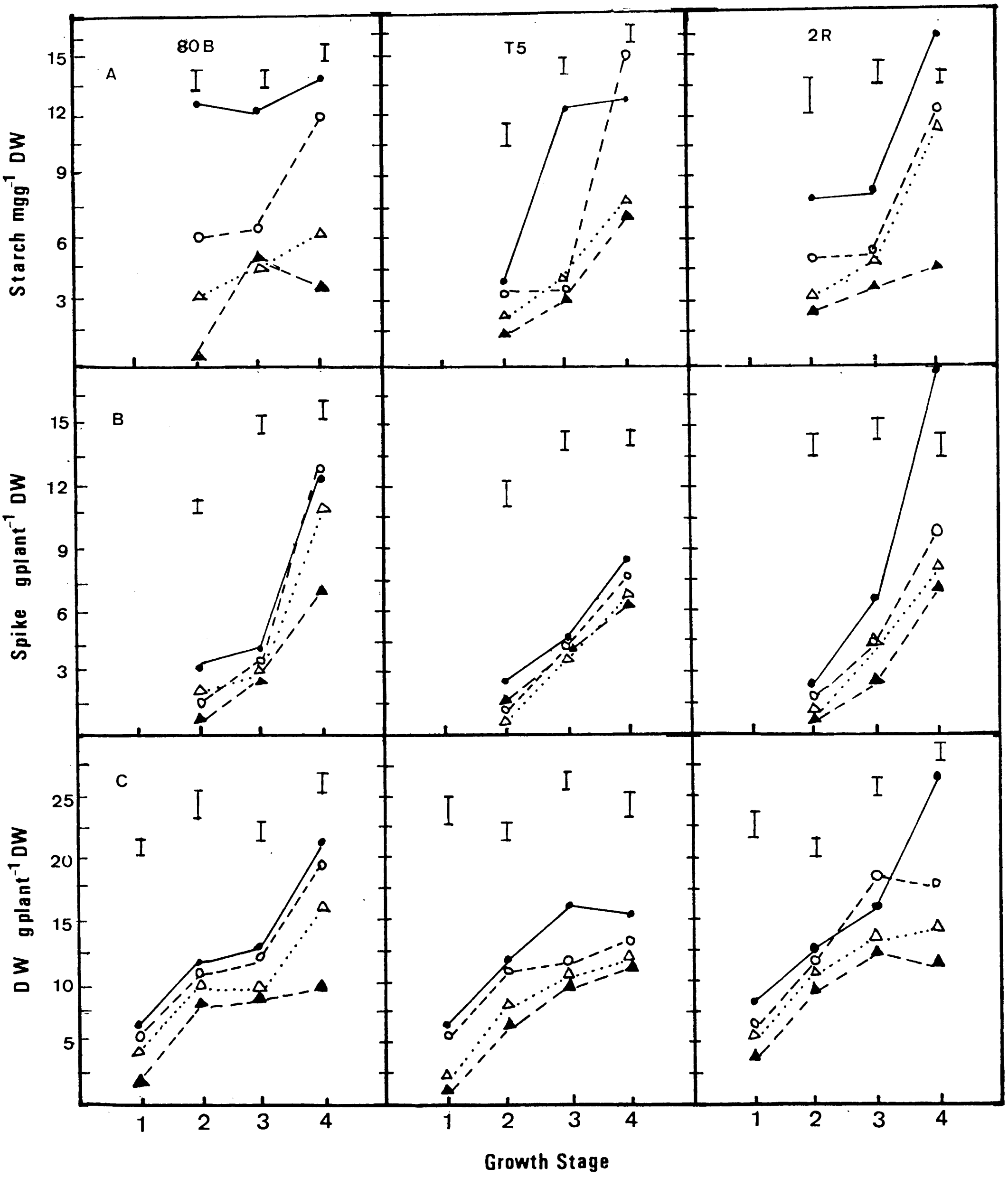

Fig 4. (A) Spike starch contents, (B) spike weight and (C) total dry weight of three sorghum genotypes under water stress treatment on different growth stages

* ● control.

○ two days water stress treatment.

△ four days water stress treatment.

▲ eight days water stress treatment

** 1. Booting stage, 2. Headint stage, 3. Milk-repining stage, 4. Maturing stage.

植株乾重變化示於圖4；乾重變化隨生育時期增加而增加，隨斷水時間加長而減輕，穗重與穗部澱粉含量亦呈類似變化。穗部澱粉含量2天及4天斷水處理。以2R有較大澱粉累積，8天斷水處理則以臺中5號有較多澱粉累積。

植株成熟時光合產物轉流情形示於表1，表中顯示對照組轉流物質較多，而斷水處理後，光合產物之轉流情形較少，植株體內現行產物仍多。各品系間以80B品系呈較大之轉流現象。

不同斷水處裡各品系於成熟期之農藝性狀表現示於表2。斷水處理後，穗長、穗數無明顯差異；穗重及小穗粒數及每穗種子重呈明顯差異存在。上述性狀皆隨斷水時間增長而減少，斷水8天後之穗重及每穗種子重以2R品系損失最爲嚴重，分別減少約爲80%與74%左右。

Table 1. The variation of photosynthetic assimilation under different water stress treatment for various sorghum genotypes.

Water stress treatment (day)	CAP* (%)			RE* (%)		
	2R	T5	80B	2R	T5	80B
Control	37.85b	59.87c	54.87b	62.16a	40.13a	45.14a
2	96.99a	79.42b	62.34b	3.01b	20.58b	37.66a
4	98.37a	86.94b	57.44b	1.63b	13.06b	42.56a
8	94.88a	98.22a	96.21a	5.13b	1.78c	3.79b

* CAP : current photosynthetic assimilation (100 - RE%);
RE : remobilization; measured at maturity stage.

Table 2. Effects of water stress treatment on the yield parameters of three sorghm genotypes.

Genotype	Water stress treatment (day)	Height (cm)	Spike length (cm)	Spike no. per plant	Spike weight (g/plant)	Kernels no. per plant	Dry weight of seed per spike (g)
	Control	80.20 a	18.80 a	27.30 a	23.03 a	577.9 a	0.84 a
80B	2	80.90 a	18.70 a	26.50 a	23.30 a	596.5 a	0.88 a
	4	74.80 a	19.00 a	27.22 a	19.49 b	483.2 b	0.72 b
	8	59.20 b	16.90 a	25.70 a	13.45 c	435.1 b	0.52 c
	Control	86.30 a	13.40 a	27.40 a	16.34 a	384.0 a	0.60 a
TC5	2	188.35 a	13.30 a	26.25 a	11.61 b	278.2 b	0.44 b
	4	88.80 a	13.80 a	26.30 a	9.82 bc	220.0 bc	0.37 bc
	8	88.00 a	12.90 a	25.50 a	7.66 c	195.8 c	0.30 c
	Control	80.30 a	12.90 ab	26.70 a	15.59 a	401.9 a	0.58 a
2R	2	85.80 a	14.00 a	25.40 a	16.69 a	332.0 b	0.66 a
	4	65.00 b	14.10 a	26.40 a	9.07 b	293.0 b	0.34 b
	8	47.70 c	11.20 b	20.80 b	3.13 c	111.9 c	0.15 c

* Means with the same letter of a column are not different significantly according to Duncan's multiple range test (P=0.05).

葉片電導度與葉片水勢及滲透勢關係分別示於圖 5、6，顯示它們間並無相關關係存在。

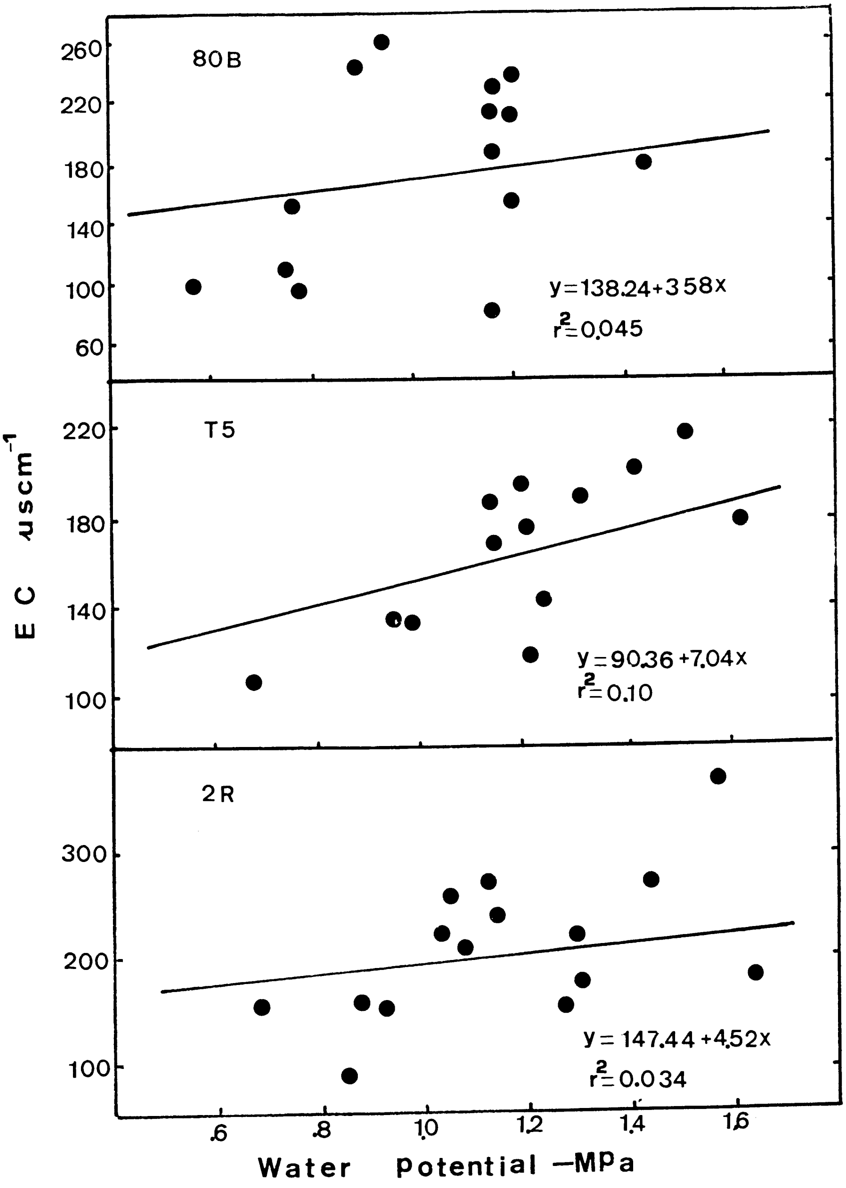

Fig 5. The relationships of regression of electric conductivity and water potential of three sorghum genotypes.

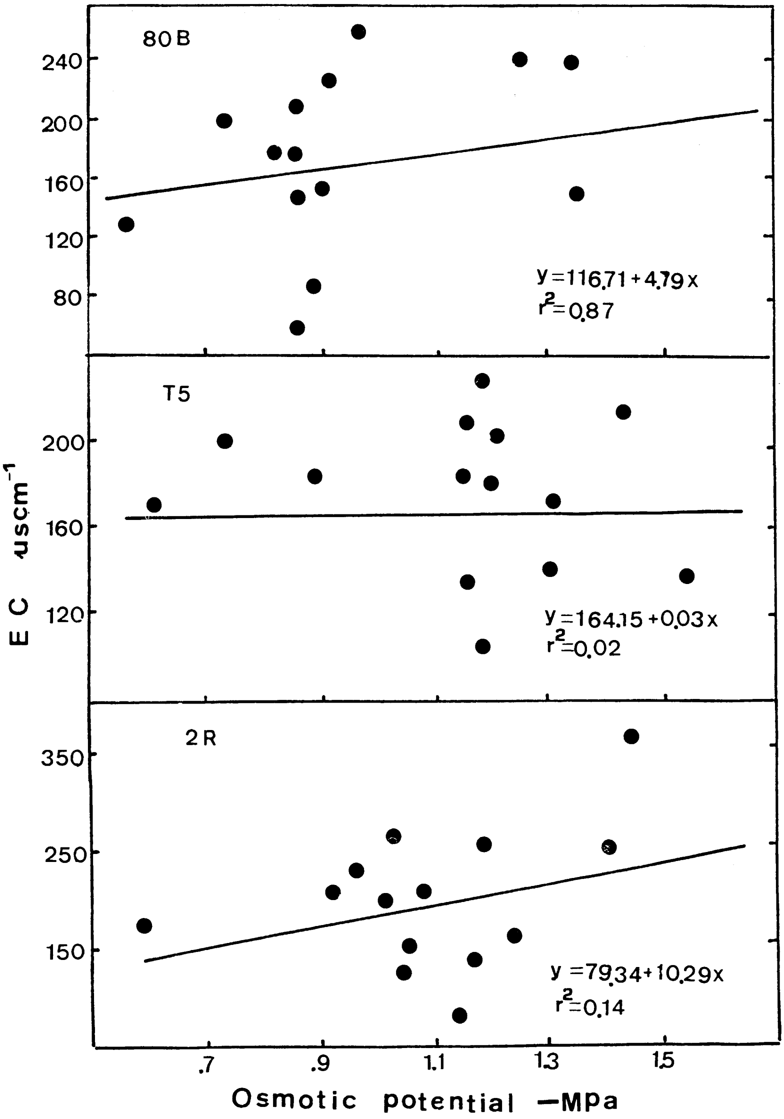

Fig 6. The relationships of electric conductivity and osmotic potential of three sorghum genotype.

討　　論

作物基因型影響其生產能力，而環境逆境又可改變作物基因型。因此植物在其快速成長和發育階段中，對逆境之反應就顯得格外敏感。高粱雖屬耐旱作物，生殖期間缺水現象不僅影響其生殖器官發育 (Rosenthal and Gerik, 1989)，亦影響其代謝過程 (Chaudhuri and Kanemasu, 1982)之表現。

一般而言，作物型態和其生理反應影響產量性狀表現；當作物有較大之葉面積，相對的其提供種子光合產物亦具較大之潛力 (Hogenboom et al., 1987a)，缺水會使葉面積

減少(Ramseur et al., 1985；Rosenthal et al., 1987)，在本試驗中亦得相似結果(圖1)，表示葉片伸展對土壤水分含量相當敏感(Rosenthal et al., 1987),且缺水促進老化作用進行(Cortes and Sinclair, 1986)，如硝酸還原酵素活性降低(Wolfe et al., 1988)，可溶性蛋白質含量減少(Irigoyen et al., 1992)等，在本試驗經斷水處理後發現葉綠素含量(圖1C)，可溶性蛋白質含量(圖1B)、硝酸還原酵素活性(圖1A)、全糖及澱粉含量相繼減少(圖2)，及影響產量性狀降低(表2)，得到證實。Hoogenboom et al. (1987b)提及缺水情況下，株高會影響作物之最終產量，唯本試驗不同品系不同斷水處理後株高差異表現並不相同(表2)，可能係受遺傳因子或溫度影響所致(Hoogenboom et al., 1987a)。

穀粒生長期間其所需之碳水化合物可能來自三處，一爲近前作物本身所進行之光合產物，一爲開花前儲存於基部或其他部位同化物之再轉流，另一則是開花後暫存於莖基部所轉運來之同化物(Kobata et al., 1992)。缺水降低同化作用限制供應穀粒之碳源，造成穀粒減少(Marks et al., 1985)；Wolfe et al. (1988)謂開花前缺水會影響穗的發育，Ober et al. (1991)亦提及開花前缺水對穀粒數目發育有影響，而授粉後之缺水會影響穀粒發育大小；本試驗斷水處理後，穀粒內之內含物，穗重、穗粒數及稔實數顯著降低(表2)，顯然缺水造成種子不育(Cox and Jolliff, 1986)及降低碳水化合物轉運到穀粒(Schussle and Westgate, 1991)。不斷水處理之植株其預存物質淨同化作用速率較多，(圖3)，顯示其同化作用較强，有較多物質輸往子粒，可得較大種子充實速率；且其葉片有較重比葉重(圖2)，表示有較大之光合作用能力(Kishitani and Tsunoda, 1982)，若植株在缺水下仍具較大比葉重者，表示可維持較好之水分平衡來穩定光合作用(Kishitani and Tsunoda, 1982)。

植物在缺水下，體內溶質累積是作物執行滲透調節之表現，以維持其本身生理活性(Cortes and Sinclair, 1987；Turner et al., 1987)，本試驗中由電導度值(圖5、6)及葉片總糖含量增加(圖2)得到證明，表示在低水勢下滲透勢明顯改變，可能係受葉片澱粉分解成可溶性糖類影響所致(Venekamp et al., 1989)；80B品系在斷水8天後具較高總糖，澱粉及可溶性蛋白質含量，表示蛋白質被分解機率增大，及溶質提供滲透調節功能。物質提供滲調作用者，其對作物生長之貢獻亦較小，在80B乾重最小，得到證明。植株在斷水處理後，若仍在生育末期維持較高生理活性時(圖1)，將有利於作物生產。

誌 謝

本試驗承農委會補助經費(82科技-2.1-糧-33 (2-1))，謹此致謝。

引用文獻

1. Ackerson, R. C., D. Krieg, and F. J. M. Sung. 1980. Leaf conductance and osmoregulation of field-grown sorghum genotypes. Crop Sci. 20:10-14.
2. Arnon, D.I. 1959. Copper enzyme in isolated chloroplast. Polyphenoloxidease in Beta vulgaris. Plant Physiol. 24:1-15.
3. Bio-Rad Laboratories. 1977. Bio-Rad protein assay. Tec.Bull. 1051. Bio-Rad Lab., Richmond, CA.
4. Bremner, J. M. and G.A. Breitenbeck. 1983. A simple method for determination of

ammonium in semimicro-Kjeldahl analysis of soils and plant materials using block digester. Commum. Soil Sci. Plant Anal. 14: 905-913.

5. Chandra, R., G. S. Sirohi, and P. Raghuveer. 1983. Effect of moisture stress on nitrate reductase activity in pea and sorghum plants. J. Plant Nutrition 6:629-640.
6. Chaudhuri, U. N. and E. T. Kanemasu. 1982. Effect of water gradient on sorghum growth, water relations and yield. Can. J. Plant Sci 63:599-607.
7. Constable, G .A. and A.B. Hearn. 1978. Agronomic and physiolgical response of soybean and sorghum crops to water deficit. I. Growth development and yield. Aust. J. Plant Physiol. 5:159-167.
8. Cortes, P. M. and T. R. Sinclair. 1986. Gas exchange of field-grown soybean under drought. Agron. J. 78:454-458.
9. Cortes, P. M. and T. R. Sinclair. 1987. Osmotic potential and starch accumulation in leaves of field-grown soybean. Crop Sci. 27:80-84.
10. Cox, W. J. and G. D. Jolliff. 1986. Growth and yield of sunflower and soybean under soil water deficits. Agron. J. 78:226-230.
11. Eck, H. V. and J. T. Musick. 1979. Plant water stress effects on irrigated grain sorghum. I. Effect on yield. Crop Sci. 19: 589-592.
12. Frederick, J. R., J. T. Wodley, J. D. Hesketh, and D. B. Peters. 1990. Water deficit development in old and new soybean cultivars. Agron. J. 82:76-81.
13. Grant, R. F., B. S. Jackson, J. R. Kiniry, and G. F. Arkin. 1989. Water deficit timing effects on yield components in maize. Agron. J. 81:61-65.
14. Hoogenboom, G., M. G. Huck, and C. M. Peterson. 1987a. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. Agron. J. 79:607-614.
15. Hoogenboom, G., M. Peterson, and M. G. Huck. 1987b. Shoot growth rate of soybean as affected by drought stress. Agron. J. 79: 598-607.
16. Hooker, M. L. 1985. Grain sorghum yield and yield component response to timing and number of irrigations. Agron. J. 77:810 -812.
17. Inuyama, S. 1980. Effect of the amout of irrigation water on growth and grain yield of grain sorghum. Japan. J. Crop Sci. 49:226 -231.
18. Irigoyen, J. J.,D. W. Emerich, and M. S'ancheg-D'iag. 1992. Water stress induced changes in concentrations of poline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. Physiol. Plant. 84:55-60.
19. Kishitani, S. and S. Tsunoda . 1982. Leaf thickness and response of leaf photosynthesis to water stress in soybean varieties. Euphytica 31:657-664.
20. Kobata, T, J. A. Palta, and N. C. Turner. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. Crop Sci. 32:1238-1242.
21. Kvet, J., J. P. Ondok, J. Necas and P. G. Jarvis. 1971. Methods of growth analysis. In:Plant Photosynthetic Production Manual of Methods (Z. Sestak, J. Catsky, and P. G. Jarvis eds.). IBP/DP Convenor, France.

22.Marks, M. D.,J. S. Lindell, and B. A. Larkins. 1985. Quantitative analysis of the accumulation of zein mRNA during maize endosperm development. J. Biol. Chem. 260:16450.

23.Ober, E. S.,T. L. Setter, J. M. Madison, J. F. Thompson, and P. S. Shapiro. 1991. Influence of water deficit on maize endosperm development. Plant Physiol. 97:154-164.

24.Ramseur,E. L., S. U. Wallace, and V. L. Quisenberry. 1985. Growth of 'Braxton' soybeans as influenced by irrigation and intrarow spacing. Agron. J. 77:163-168.

25.Rosenthal, N. D., G. F.Arkin, P. J. Shouse, and W. R. Jordan. 1987. Water deficit effects on transpiration and leaf growth. Agron. J. 79:1019-1026

26.Schussle, J. R. and M. E. Westgate. 1991. Maize kernel set at low water potential. I. sensitivity to reduced assimilates during early kernel growth. Crop Sci. 31:1189-1198.

27.Seropian, C. and C. Planchon. 1984. Physiological responses of six bread wheat and durum wheat genotypes to water stress. Euphytica 33:757-767.

28.Sloane, R. J.,P. P.Robert, and T. E. Carter, Jr. 1990. Field drought tolerance of a soybean plant introduction. Crop Sci. 30: 118-123.

29.Turner, N. C.,W. R. Stern, and P. Evans. 1987. Water relations and osmotic adjustment of leaves and roots of lupins in response to water deficits. Crop Sci. 27: 977-983.

30.Undersander, D. J. 1986. Management of sorghum under limited irrigation. Agron. J. 78:28-32.

31.Venekamp, J. H., J. E. M. Lampe, and J. T. M. Koot. 1989. Organic acids as sources of drougt-induced proline synthesis in field bean plants, *Vicia faba* L. J. Plant Physiol. 133:654-659.

32.Wolfe ,D. W., D. W. Henderson, T. C. Hsiao, and A. Alavino. 1988. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. II . Photosynthetic decline and longevity of individual leaves. Agron. J. 80:865-870.

33.Yoshida, D., A. Forno, J. H. Cook, and K. A. Gomez. 1976. Determination of chloropyhll in plant tissue. In: Laboratory Manual for Physiological Studies for Rice. IRRI. pp.43-49.

The Effect of Water Stress on the Physiological Characteristic of Sorghum (*Sorghum bicolor* L.)

Ming-Shaiun Guu and Cheng-Chang Li[2]

[1] Department of Plant Industry, National Pingtung Polytechnic Institute, Pingtung, Taiwan, Republic of China

[2] Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, Republic of China

Taichung No. 5, 2R and 80B were used in this study to investigate the physiological responses to water stress during reproductive stage of sorghum and their effects on yield. Two days, four days and eight days under water stress treatments were used on booting stage. The results showthat the leaf area, chlorophyll contents, soluble protein contents,nitrate reductase activity, starch contents and specific leaf weight (SLW) are decrease in accordance with the incease of time of water deficit treatment. Net assimilation rate (NAR) 、 preservation and and dry weightalso express same tendency. Whereas, total sugar contents of leaf express opposite responses. Different sorghum genotypes show diffent physiological responses on diffent growth stage under various water stress treatment. The genotype which maintain high physiological activity of the late growth stage will have better dry weight.

Key words：Sorghum, Water stress, Physiological response, Reproductive stage.

溫度對高粱花粉活力與授粉的影響

宋濟民　陳宗禮
國立中興大學農藝學系

摘　　要

爲探討低溫逆境對高粱生殖生理的影響，本研究調查不同溫度對花粉活力以及開花行爲的表現，花粉活力係以碘染劑 (I_2/K1)、FDA (fluorescein diacetate) 螢光染劑、TTC 或體外 (in vitro) 發芽率作爲評估指標。不同溫度對花粉活性的試驗結果顯示，正常的花粉在不同溫度下的發芽率有顯著差異，其中 35℃下花粉的發芽率約爲 15℃的二倍，同時不同品種的花粉親其體外發芽率亦有顯著的差別。此外參試的所有品系穎花在日溫 20℃以上皆可正常開花，唯在 15℃以下皆不開花。由於小穗花無法正常開花，因此花粉粒雖具有正常的活性，但無法完成正常授粉，因此影響種子收量。

關鍵詞：高粱、花粉活力、低溫逆境。

前　　言

作物的生長發育除受本身基因的控制外，亦直接或間接受環境的影響。在各種環境因子中，溫度是決定作物生長與發育的一項重要因子。一般穀類作物的生產主要以收取種子爲目的，禾穀類種子的形成與產生必須經幼穗分化以至開花授粉，因此溫度對種子生產影響的研究主要針對幼穗分化期、孕穗期及開花授粉期。穀類作物生殖生長的階段若遭受溫度異常，則種子的收穫量將明顯減少。

高粱係人類栽培的主要禾穀作物之一，屬熱帶原產，故一般栽培多在乾旱或半乾旱地區的高溫季節進行，因此溫度對其種子生產影響之研究多半針對缺水或高溫之效應 (Peacock, 1982)。本省高粱的生產亦多集中於溫度較高的季節，唯高粱雜交種的採種業務，爲了避開雨季與風災所帶來的風險，大部份在秋天種植，因此其生長季節的溫度由高變低。高粱從種植至幼穗分化期約 30 天，幼穗分化至開花期約再需 30- 40 天 (House, 1985 ; Quiby et al., 1973 ; Vanderlip and Reeves, 1972)。秋天種植之高粱植株進入幼穗分化期時，遭受不正常低溫的機率不大，但其孕穗開花期已近十一月下旬或十二月，在此季節台灣地區受大陸冷氣團南移的機會較多，所以本省高粱採種之種子量收成往往受低溫的影響。高粱之孕穗期即爲配子體形成期，包括減數分裂、四分子期、小孢子期

至花粉期，而開花期指花粉成熟飛散至完成受粉期間 (Christense and Horner, 1974；Christense et al., 1972)低溫對孕穗開花期所造成的障害在水稻有詳細之研究報告 (Hayase et al., 1969；Ito et al., 1970；Satake, 1974；Yang and Chu, 1994)，但低溫對高粱生殖生理影響的報告相當少。Chen 與 Chen (1993) 提出高粱在花粉形成期有二階段對低溫敏感，唯尚未有低溫對高粱授粉期開花及花粉活力影響之報導。本研究主要目的在探討低溫對花粉活力的影響以及不同溫度下的開花行爲，以了解授粉期對溫度的反應，作爲採種之參考。

材料與方法

以高粱花粉親 2R、80B、Tx435 及台中區農業改良場所提供代號 TCR 的父本材料 62 個爲材料，於民國 80 年及 81 年之 8 至 11 月份，每隔半個月播種於中興大學試驗圃或盆栽，俟植株開花時，取其花粉或花穗作爲試驗材料。另外 2R、TCR-431、2793、2815、2833、2840、2850 及 7078 等八個材料亦種植於 30 × 60 cm 之不織布網袋中，在自然環境下按慣行方法管理，俟孕穗開花期後，於下午將當日已開之穎花雄蕊清除乾淨，植株移入 30、25、20、15 或 10℃ 之生長箱內，翌日在光度 100 μ E/m^2 處理 5 小時後，調查其開花數，隨後將溫度調升爲 32℃，經四小時後再調查當日該植株應開的花數，開花數至少調查 300 個以上，由此可以獲得不同溫度對小穗花開花授粉的影響。

在花粉活力檢定方面，將欲測定花粉活力之花藥或花粉分別以 I_2-KI、FDA (fluorescein diacetate) 及 TTC (2,3,5-triphenyl tetrazolium chloride) 等染劑染色，花藥數逢機取十個，調查之花粉數至少 3,000 粒以上。各染劑配法及判斷方式如下：

1. 碘染劑：以 1 份 Lugol solution (內含 I_2/KI) 加 2 份去離子水溶解而成，裝於有色玻璃瓶中。可檢查花粉粒內澱粉累積情形，染色藍黑至紫黑色判定正常，有效花粉率以百分率表示。

2. FDA 螢光染劑：將 FDA 50 mg 溶於 10 ml 丙酮，使用時以 0.05 M 磷酸緩衝液 (pH 5.8) 稀釋爲 0.05% 溶液使用，染色 5 分鐘後以螢光顯微鏡觀察，呈現螢光反應之花粉爲正常，以百分率表示 (Shivanna and Heslop-Harrison, 1981)。

3. TTC：將 TTC 溶於 1/15 M 的磷酸緩衝液 (pH 6.5)，配成 0.5% 使用，呈紅色者爲正常花粉。

In vitro 花粉發芽率測試係以蠟紙收集欲測定之花粉，放置在載玻片上，在不同定溫且含飽和水份的密閉容器中進行測試，經 20-30 分鐘，取出於解剖顯微鏡下檢查花粉是否發芽，發芽的標準係以花粉管突出長度超過其直徑 1/3 者。另外花粉發芽率亦以液體培養基進行，培養基的主要成份爲 42% sucrose (w/v)，100ppm H3BO3，300 ppm $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$，200 ppm $MgSO_4 \cdot 7H_2O$，100 ppm KNO_3。花粉粒在液體培養基中置於不同溫度，經 30 分鐘以光學顯微鏡檢查其發芽率。In situ 發芽率係將花粉沾在柱頭上，經 1 小時後，柱頭以 Farmer's solution 固定，鏡檢時柱頭先以 5 N NaOH 清洗浸漬，在玻片上加 1% aniline blue，壓片以螢光顯微鏡檢查花粉管的伸長情形。

結　　果

檢討不同溫度對花粉活性及發芽率的影響，參試三個花粉親 2R、80B 及 Tx435 在進行溫度對花粉發芽影響之前先以 1/3X 之

Lugol 溶液 (含I_2/KI) 檢定花粉粒是否含有足夠的澱粉累積，同時以 0.5% TTC 溶液 (pH 6.5) 作花粉粒之生化活力檢定，澱粉含量的檢定情形顯示含有足夠澱粉之花粉呈紫黑色。生化活力的檢定情形顯示，紅色者表示生化活力較強。三個花粉親所產生的不正常花粉粒比二項特性所佔的百分率如表一所示。由表一之結果顯示，花粉粒生化活力較高者所佔的百分比，依次爲 Tx435>80B>2R，花粉粒填充澱粉較多者所佔的百分比次序也是 Tx435> 80B>2R。由此結果顯示至少該三品種所產生的花粉粒 80-90% 皆屬正常。

Table 1. Percentage of aborted pollens in three sorghum genotypes tested with I_2-KI and TTC stains.

Viability test	Genotype		
	2R	80B	Tx435
I_2/KI	22.12±7.65	17.83±4.16	15.17±1.12
TTC	16.78±3.57	11.43±3.35	8.70±2.52

將三品種在正常生長條件下所形成的花粉置於載玻片上，放置於 80-85% 相對溫度之梯溫生長箱 (15-30℃)，經 20-30 分鐘後，計算其發芽率，花粉發芽係以花粉管伸出長度超過其花粉粒直徑 1/3 者爲準。經鏡檢計算其 in vitro 發芽率，結果如圖一所示。高粱正常形成的花粉，在不同的溫度條件下 (15-35℃)，其 in vitro 的發芽率隨溫度下降逐漸下降，35℃下的發芽率係 15℃下的二倍，三品種表現大致相同。品種之間花粉的 in vitro 發芽率有極顯著的差異，其中以 2R 的發芽率最高，在 35℃下可高達 43% ，15 ℃ 時尚有 23.5% 。其次爲 80B，在 35℃下發芽率JO爲 36% ，15℃下降至 16% 。發芽率較差的 Tx435 在 35℃下爲 24% ，15℃ 時已降至 10% 。根據觀察 2R 的花粉量，較其它二品種多，而且其花粉在各測定的溫度下比較其它二品種高，以此特性而言係較佳的花粉親。

在探討溫度對授粉期開花行爲及花粉活力的影響方面，因高粱屬常異交作物，在形成種子時必須經正常的授粉與授精作用。在正常的生長環境下，高粱的穎花大部份在早晨開放，花粉散落在羽狀柱頭上進行授粉作用。但是在溫度較低的季節，實際上在田間可觀察到高粱穎花的開花時間延後，甚至於閉穎不開花。爲了解溫度的高低對穎花開花程度的影響，試驗中將即將開花的穗置於特定的溫度下，調查在該溫度環境下的開花數，由於每穗一天中能開的穎花數並不相同，但若將該穗置於較高的溫度 (32℃)，則當天會開的成熟穎花必然全數開放。因此先調查在各特定溫度下當天所開的穎花數，隨後立即將同一穗移至 32℃，再調查其開花總數，如此可以得到不同溫度對開花數的影響百分比，試驗調查 2R 等八個花粉親品系，其結果列於表二中。表中的資料顯示，各品系在 30℃ 的環境下，當天所能開的穎花幾乎全部開花，隨著溫度降低，每一穗能開的穎花數比例漸漸下降，唯在 15℃以下，所有品系完全不開

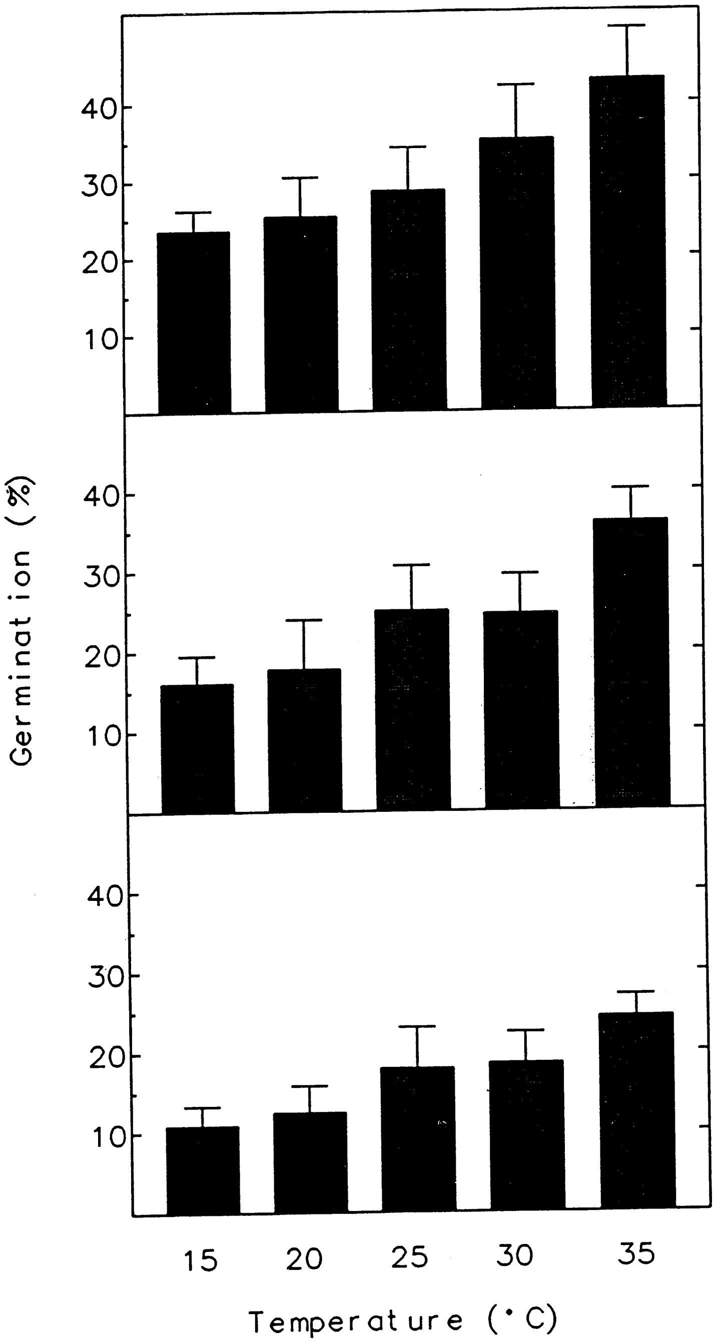

Fig. 1 Effect of temperature on in vitro pollen germination in three sorghum varieties. Bars represent the standard deviation.

花，當然在此種情形下，就不可能有授粉的機會。由此部份之資料顯示在15-20℃之間的溫度可能是決定高粱穎花是否開花的臨界溫度。

Table 2. Relative inflorescent rate of eight grain sorghums under different day-time temperature as compared with normal (32℃) day-time temperature.

Genotype	Treatment of day-time temperature(℃)				
	10/32	15/32	20/32	25/32	30/32
2R	0±0	0±0	83.0±5.3	88.1±5.6	99.8±0.3
TCR-431	0±0	0±0	84.5±2.1	90.0±4.8	98.0±5.6
TCR-2793	0±0	0±0	74.5±4.7	86.5±3.5	100.0±0
TCR-2815	0±0	0±0	82.5±6.7	92.0±8.4	100.0±0
TCR-2833	0±0	0±0	72.0±2.8	86.5±7.1	98.0±5.2
TCR-2840	0±0	0±0	81.0±4.4	89.5±5.2	100.0±0
TCR-2850	0±0	0±0	78.5±2.1	88.0±4.2	100.0±0
TCR-7078	0±0	0±0	79.0±3.7	90.2±2.8	100.0±0

進一步將不同溫度下開花的百分比資料作變方分析，其結果如表三所列。由變方分析的結果可知，溫度對開花數的影響百分比在各品系之間有顯著差異，在20℃以上參試各品系皆能維持70％ 以上的穎花開放，25℃以上則有85％ 以上，而在30℃之下幾乎當天會開的花全部開花。不同溫度對開花數的影響有顯著的差異，10及15℃以下穎花都不會開，各品系的表現都相同。由此結果可配合解釋－高粱在冬季之開花期若遭遇15℃以下之冷氣團，由於穎花不張開，因而阻隔了授粉作用，這可能是導致種子收量減少的一項主因。

Table 3. ANOVA for relative inflorescent rate of eight grain sorghums.

Source of variation	df	SS	MS	F value
Genotype	7	76.9687	10.9955	4.4638**
Temperature	32	109305.6090	3415.8003	1386.6765**
Error	40	98.5303	2.4633	

低溫對小穗花開花有明顯的抑制現象，由於小穗花之內外穎不能張開，花藥亦不能裂開，花粉粒沒有機會散佈在柱頭，因而沒有受精行爲產生。爲了解在低溫下沒有開放之穎花的配子體活力，以盆栽之2R爲材料，以15℃處理，當日下午將未裂開花藥內的花粉粒取出，以 I_2/KI、TTC 及 FDA染色，檢定其花粉的活性，其結果列於圖二中，由於配子體形成期中，植株發育正常，僅在開花期接受 15℃ 低溫 8 小時，開花前一天花粉粒已累積足夠澱粉，所以以 I_2/KI 檢定顯示僅 11.28% 未含有充足澱粉累積，88% 之花粉粒皆累積足夠之澱粉，故以碘液檢定並不能反映此時花粉的活性，以 FDA 螢光染色可顯示有 18% 之花粉粒其膜系的完整性不佳。TTC 染劑所呈現的結果表示花粉粒內脫氫酵素活性在較低溫度下較低，約 22% 不正常，由上述三種花粉活力的檢定顯示，此時留在花藥內的花粉粒至少有 80% 屬正常，此結果和正常植株所產生之花粉飛散時的花粉活力 (表一) 並沒有顯著的差別。

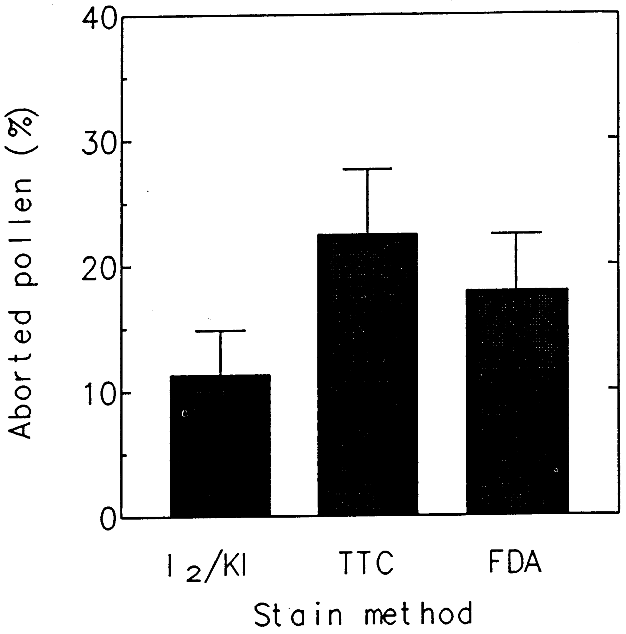

Fig. 2 Percentage of aborted pollen in anther treated with 15℃/8 hours estimated by I_2/KI、TTC and FDA stains respectively. Bars represent the standard deviation.

將上述之花粉粒置於載玻片上，放置在 80-85% 相對濕度的條件下，以不同溫度 (15-35℃) 處理，經 20-30 分鐘後，檢查花粉的體外 (in virto) 發芽率，其結果如圖三所示，雖然花粉的活力檢定有 80% 以上屬於正常，但其體外發芽率低於 10% ，在不同溫度下的發芽率並無顯著差異。可能在低溫下花粉發育延遲尚未達到最大發芽能力，若將這部份材料隔天移至正常 30℃的環境下，則其開花正常，柱頭可正常展開，花藥裂開，花粉可自然散落，植株的結實正常。

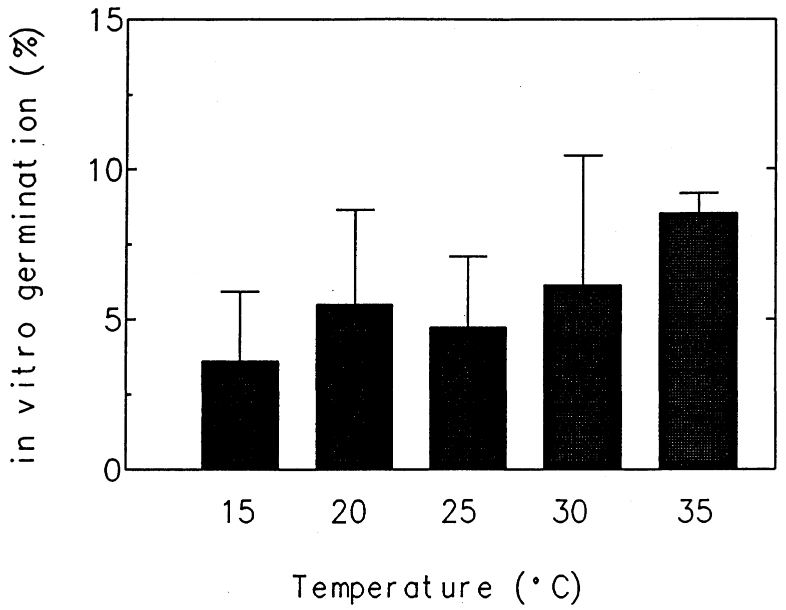

Fig. 3 Germination of pollen extracted from undehesive anther treated with 15℃/8 hours under different germinating temperature condition.

討　　論

高等植物種子的產生必須透過雌雄配子的結合，因此雌雄配子是否具有功能或活性對授粉、授精作用相當重要。一般低溫降低所有生物的代謝活性，對花粉的發芽能力而言，隨著溫度下降而降低(圖一)，甚至於連花穗內雄蕊的發育速率皆減慢(表二)。高粱雌蕊對環境變動具有較大穩定性，雌蕊接受花粉的能力與壽命可長達5天以上(Doggett, 1988；Patil and Goud, 1980)，因此一般認爲雌蕊對低溫的敏感性較低(Hayase et al., 1969)。花粉的壽命則較短，飛散後之壽命短至數十分鐘或數小時而已(Doggett, 1988；Patil and Goud, 1980；Sanchez and Smeltzer, 1965)，壽命長短視溫度、相對濕度而異。若花粉飛散後不能附著在柱頭上吸收水份，則花粉粒失水速率相當快，隨著水份喪失，花粉的活力及發芽率急速下降(Barnabas, 1985；Chen and Chen, 1993；Lansac et al., 1994；Shivanna and Heslop-Harrison, 1981)。冬季大陸冷氣團下降，不但溫度降低，往往伴隨乾冷氣候，當相對濕度下降時，對花粉的發芽更不利，因而影響種子的生產量。

由高粱授粉期對溫度反應之結果顯示，低溫下花粉的發芽率降低，但只要有足夠量的花粉可正常授粉於柱頭上，還是可以成功的授精結實，因此吾人並不認爲低溫對花粉活力的降低是導致種子產量大幅下降的主因。由表二之結果顯示，低溫對種子生產的最大障礙在於穎花不開，如此將隔絕花粉粒散落

在柱頭上的機會，由此結果推測授粉期溫度逆境所造成的稔實率下降，花粉的散播才是主要原因，此點結論和造成水稻在高溫及低溫稔實率下降的現象一致 (Ito et al., 1970；Lin, 1974；Mackill et al., 1982)。開花授粉期短期的低溫造成開花延遲或閉穎不開花，閉穎的主要原因係因爲低溫下蒸散量降低，穎花內鱗被不能維持適當的水分潛勢，膨壓不夠，因此穎花不能順利張開，有關此現象之改善尚待進一步研究證實。至於短期低溫對留存在花藥內的花粉活力並沒有顯著的影響(圖二)，由於低溫花粉發育延遲，故檢定未飛散花粉的發芽率偏低 (圖三)，唯若隔天氣溫回升，則授粉現象又回復正常。但假使持續低溫，最後花絲敗壞，縱然氣溫回升，授粉作用亦不能恢復正常，結果不稔實率增加。本文主要針對開花授粉期對低溫逆境的反應，另外，低溫對較早之幼穗分化期及孕穗期的影響，根據 Satake (1974) 及 Yang 與 Chu (1994) 以水稻的研究顯示，低溫造成水稻不稔的最敏感時期是減數分裂至四分子期。Chen 與 Chen (1993) 以高粱爲材料，發現高粱生殖生長期間對低溫最敏感的時期爲開花前 9-12 及 1-3 天，高粱花粉發育在這二階段正值減數分裂至四分子期及花粉粒內容物累積期 (Christense et al., 1972)。綜合這些結果可解釋爲何高粱在生殖生長期間遭受低溫逆境時，花穗上會有整段不稔。

誌　　謝

本研究試驗經費承蒙行政院農委會補助，謹此致謝。

引用文獻

1. Barnabas, B. 1985. Effect of water loss on germination ability of maize (*Zea mays* L.) pollen. Ann. Bot. 55:201-204.
2. Chen, C. S. and C. Chen. 1993. The effect of gametophytic selection for temperature tolerance in sorghum. I. Comparison of gametophytic viability measurement methods and response of gametophytic viability to temperature. J. Agric. Assoc. China 161:11-26.
3. Christense, J. E., H. T. Horner, and N. R. Lersten. 1972. Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (Gramineae). Amer. J. Bot. 59:43-58.
4. Doggett, H. 1988. Sorghum. 2nd ed., Longman Group, UK.
5. Hayase, H., T. Satake., I. Nishiyama, and N. Ito. 1969. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. II. The most sensitive stage to cooling and fertilizing ability of pistils. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 38:706-711.
6. House, L. R. 1985. A guide to sorghum breeding. ICRISAT, Patancheru PO, A.P., India.
7. Ito, N., H. Hayase, T. Satake, and I. Nishiyama. 1970. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. III. Male abnormalities at anthesis. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 39:60-64.
8. Lansac, A. R., C. Y. Sullivan, B. E. Johnson, and K. W. Lee. 1994. Viability and germination of the pollen of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). Ann. Bot. 74:27-33.
9. Lin, S. S. 1974. The physiological effects of low temperature on the abortion in rice. Sci. Agric. 22:342-345.
10. Mackill, D. J., W. R. Coffman, and J. N.

Rutger. 1982. Pollen shedding and combining ability for high temperature tolerance in rice. Crop Sci. 22:730-732.

11. Patil, R. C. and J. V. Goud. 1980. Viability of pollen and receptivity of stigma in sorghum. Indian J. Agric. Sci. 50:522-526.

12. Peacock, J. M. 1982. Response and tolerance of sorghum to temperature stress. In: Sorghum in the Eighties (L. R. House, L. K. Mughogho, and J. M. Peacock, eds.). p.143. ICRISAT, Patancheru PO, A.P., India.

13. Quiby, J. R., J. D. Helsket, and R. L. Voigh. 1973. Influence of temperature and photoperiod on floral initiation and leaf number in sorghum. Crop Sci. 13:243-246.

14. Sanchez, R. L. and D. G. Smeltzer. 1965. Sorghum pollen viability. Crop Sci. 5:11-113.

15. Satake, T. 1974. Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. IX. Revision of the classification and terminology of pollen developmental stages. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 43:31-35.

16. Shivanna, K. R. and J. Heslop-Harrison. 1981. Membrane state and pollen viability. Ann. Bot. 47:759-770.

17. Verderlip, R. L. and H. E. Reeves. 1972. Growth stages of sorghum (*Sorghum bicolor* L.). Agron. J. 64:13-16.

18. Yang, S. S. and C. Chu. 1994. The stage sensitive to low temperature during panicle development in rice (*Oryza staiva* L.). Chinese Agron. J. 4:157-166.

Effect of Temperature on Pollen Viability and Fertilization of Grain Sorghum

Jih-Min Sung and Chung-Li Chen

Department of Agronomy, National Chung-Hsing University.
Taichung, Taiwan 402, R.O.C.

The objective of this study was designed to investigate the effect of low temperature on reproductive physiology of sorghum plant. The viability of pollens and flowering response to low temperature were evaluated. Pollen viability was determined using the iodine, fluorescein diacetate and tetrazolium chloride staining technique and in vitro germination test. The results indicated that significant differences existed among temperature treatments for pollen viability. The germination percentage of pollen at 35℃ was 2 times higher than that of 15℃. Cultivar differences also existed for in vitro germination. On the other hand, all the cultivars were

capable of flowering at or above 20℃. Low temperature of 15℃ was inhihitory to flowering. The poor seed setting of sorghum might be linked to the incapability of flowering for spikelets although pollen were viable under low temperature.

Key words: Sorghum, Pollen viability, Low-temperature stress.

離層酸(ABA)與高粱幼苗耐冷性之關係

高小玲[1] 姚銘輝[2] 盧虎生[1] 朱 鈞[1]

[1] 國立臺灣大學農藝系

[2] 臺灣省農業試驗所農業工程系

摘 要

本試驗以不同低溫耐性的高粱品系爲材料，探討低溫與ABA處理對其生理反應之影響。試驗結果顯示，2R品系在低溫下氣孔快速關閉，葉片鮮重與水分含量均可維持，植株並無明顯枯萎的現象；而不耐低溫的80A品系，低溫處理後氣孔無法快速關閉，鮮重下降，葉片明顯脫水枯萎。此外低溫下2R品系根部活力較80A爲高，由木質部泌出液的結果也可看出低溫下2R品系根部水分傳導能力(root hydraulic conductance)較80A爲高，故仍可在低溫下維持根部吸水能力。二品系低溫處理後，ABA均有累積的現象，地上部在低溫處理24小時後開始累積，根部在6小時有一累積高峰，而後則下降，然而2R與80A二品系間，在ABA含量上並無差異。若將不耐低溫的高粱幼苗(80A)以10^{-4} M ABA前處理24小時後再進入低溫處理，可顯著減少80A幼苗低溫受害情形。80A幼苗經ABA前處理24小時後，氣孔導度與蒸散速率已明顯下降，因此再移入低溫處理時由於氣孔已經關閉，故低溫下的蒸散作用顯著減少，植株鮮重與水分含量均可維持，葉片亦無枯萎脫水現象。此外，ABA也可明顯增加根部活力與吸水能力，顯示ABA可促使80A植株在低溫下維持水分平衡，而減少低溫傷害。

關鍵詞：高粱、耐冷性、離層酸、木質部泌出液、葉片蒸散速率、根部活力。

前 言

植物自萌芽開始，經過營養生長到開花結實的生育過程中，均可能遭遇各種逆境，而溫度是影響作物生長發育的重要因子，過高或過低的溫度會嚴重影響作物的生長發育、生理代謝、品質、產量甚至造成作物的死亡 (Morris, 1982)。寒害 (chilling injury) 通常是指0℃以上的低溫 (一般爲0-15℃) 對作物所造成的傷害。不耐低溫的作物遭受低溫時，常導致形態 (Rikin et al., 1975)、生理代謝 (Tanino et al., 1990) 及基因表現的失調 (Gilmour and Thomashow, 1991) 等，輕則延遲生長，嚴重者將導致死亡。而

耐冷性的植物雖然在形態、生理代謝或基因表現上也發生改變，但卻可藉由適當的調控機制，包括生理上的相互調節 (Tanino et al., 1990, 1991) 與基因表現上的調控 (Luo et al., 1992；Houde et al., 1992) ，而使植物增加對低溫之耐性。由此可知，探討不同低溫耐性的作物在低溫下的生理反應差異及基因表現的差別，將有助於耐冷機制的瞭解。

植物荷爾蒙乃植物體內自然產生的有機化合物，只需微量就能明顯影響植物的生長與代謝 (Thimann, 1960) ，因此常被視爲一種化學訊息 (chemical messenger) (Leopold and Nooden, 1984)。植物荷爾蒙不但可以調節植物的生長與分化，在植物體對外界感應過程中也扮演相當重要的角色，於逆境與荷爾蒙的相關研究中發現，離層酸 (abscisic acid, ABA) (Eamus, and Wilson, 1983； Gau et al., 1992) 、乙烯 (ethylene) (Chu and Lee, 1989) 與多元胺 (polyamines, PAs) (Kushad and Yelenosky, 1987；Chu and Lee, 1989) 等與植物對逆境的反應有顯著相關。

有關低溫與 ABA 關係之研究相當多 (姚與朱, 1992, 1993；高等，1994a, 1994b；Robertson et al.,1990；Lee et al., 1993；Xin and Li, 1993a, 1993b)。Daie and Campbell (1981) 發現在 10/5℃ 處理的番茄其自由態 (free) 與結合態 (conjugated) 的ABA 含量明顯較對照組爲高。菜豆幼苗經低溫處理 6 小時 ABA 含量即倍加，24 小時後ABA 含量較對照組增加 5 倍 (Smith and Dale, 1988)。Lalk and Dorffling (1985) 將不同凍溫抗性的小麥品種進行低溫處理，發現經 5 個星期的冷馴化後，具有凍溫抗性的小麥品種內生 ABA 含量明顯較凍溫敏感品種爲高，Heino et al. (1990) 以阿拉伯芥 ABA 缺失的突變種爲材料，證明內生 ABA 含量與阿拉伯芥凍溫抗性有明顯相關。

利用 ABA 外加處理是探討 ABA 與低溫耐性關係的途徑之一，Rikin et al. (1979) 發現噴施 ABA 於棉花葉片可減少低溫造成的傷害，降低滲漏量，Chu and Lee (1992) 發現外加 ABA 處理可以增加水稻對 5℃ 低溫環境的抵抗性。Robertson et al. (1987)；Reaney and Gusta (1989)；Lee and Chen (1993)，均發現以 75 μM ABA 處理白露草懸浮培養細胞可增加其對凍溫抗性。Xin and Li (1993a, 1993b) 發現 ABA 增加玉米懸浮培養細胞對低溫抗性可因加入 cycloheximide 而被抑制，顯然 ABA 增加低溫抗性涉及了某些特殊蛋白質的合成，而這些蛋白質與低溫有密切關係。Mohapatra et al. (1988) 於苜蓿的研究，Tseng and Li (1991) 於馬鈴薯的研究，Flanagan et al. (1987) 於油菜的研究均有相似的結果；此外 ABA 所誘導的低溫抗性與品種本身低溫反應有關，低溫能誘導凍溫抗性的植物 ABA 也具有誘導效果 (例如苜蓿、白露草、黑麥與多小麥)，反之植物不具冷馴化能力者 ABA 也同樣無效 [例如蔓陀蘿 (*Datura innoxia*)、日日草(*Catharanthus roseus*)、大豆與蠶豆等] (Thomashow, 1990)。

低溫常導致植株的嚴重缺水而致死，然而 ABA 處理卻可以明顯改善此現象，其改善的方式乃藉由減少氣孔開度與增加根部吸水能力而達成，Eamus and Wilson (1983，1984) 發現對低溫敏感的菜豆在低溫下因氣孔無法快速關閉，根部吸水受到限制而造成葉片膨壓下降，導致脫水死亡，但施用 ABA 後可促使氣孔快速關閉，並減少低溫對根部水分傳導的傷害 (Markhart, 1984)，故可提高對低溫的耐性。Pardossi et al. (1992) 也認爲低溫下菜豆無法合成 ABA 是造成菜豆氣孔於低溫下仍然開啓，導致脫水的原因之一。

高粱 (*Sorghum bicolor* L.) 爲本省重要的

雜糧作物之一，本省高粱種植以春作與秋作爲主，春作高粱種植時期約在每年二至三月，幼苗時期的低溫與寒流 (溫度常低於 10 ℃以下) 常引起寒害而影響幼苗的生長，甚至嚴重死亡，造成極大損失，因此極需瞭解高粱幼苗對低溫的感應機制，以尋求增加低溫抗性的方法。有關低溫對高粱幼苗生理反應之研究，國內外均少見，而植物荷爾蒙對高粱耐冷性之影響也鮮有報告，本研究室曾有一系列之研究，且部分結果已另文發表 (姚與朱，1992, 1993；高等，1994a, 1994b；Gau et al., 1992)，本報告將探討不同耐冷性之高粱品系在低溫下的反應差異並探討植物荷爾蒙 ABA 對高粱幼苗耐冷性之影響。

材料與方法

一、試驗材料

本試驗所使用的高粱品系主要爲臺中 5 號（本省栽培最廣之高粱品種）的父本 (2R) 與母本 (80A)，此二品系在 40 個品系的篩選中，爲最抗低溫(2R)與對低溫最敏感 (80A) 之品系 (高等，1994a)。將高粱種子以 1000 倍之免賴得 (臺灣杜邦公司生產) 消毒 12 小時後，以蒸餾水沖洗 3 次後平鋪於塑膠盤上，並於 37℃ 之生長箱中進行催芽，約經 36 小時，選取萌芽一致的種子置於 500 ml 燒杯內的不銹鋼網上，並於燒杯外包裹錫箔紙，以避免透光，使適合根部生長，再於燒杯內加入 1/2 強改良式木村氏水耕液 (pH=5.7) (Yoshida et al., 1976) 進行栽培，栽培環境爲 30/25℃ (日/ 夜溫) 之人工氣候室自然光玻璃室，每 4 天更換水耕液一次，待第三葉完全展開時 (約種植後 7 天) 即可進行各種處理。

二、低溫處理與 ABA 處理

低溫處理乃將三葉齡之幼苗置於 5/5℃ (日/夜溫)的生長箱中，日照強度200 μ mol $m^{-2}s^{-1}$，光照 12 小時，相對濕度爲 80 ± 5 %，對照組幼苗仍於 30/25℃(日/夜溫)之自然光玻璃室內生長。ABA 處理乃於高粱幼苗進入低溫處理前 24 小時，在水耕液中加入不同濃度的 ABA (mixed isomers，2-cis-(±)-ABA 購自 Sigma 公司)使終濃度爲 10^{-3}M，10^{-4} M，10^{-5}M，並於 30/5℃玻璃室內處理 24 小時後進行取樣，或進入 5/5℃ 低溫處理。

三、水分含量之測定

水分含量之測定乃根據 Tanino (1990) 等人的方法進行，將高粱組織 (地上部或根部) 取樣後，立刻稱取其鮮重 (fresh weight, FW) 並記錄，再將樣品於 80℃ 烘箱中烘 48 小時，稱其乾重 (dry weight, DW) 記錄之，由乾重與鮮重可換算每克乾重的水分含量，計算公式如下：

Water content = (FW-DW)/DW

含水量資料的測定爲四重複，每一重複爲五株幼苗的地上部或根部。

四、電導度測定

將高粱葉片取樣後以蒸餾水洗淨剪成數段 (每一段約 1cm)，浸於 30ml 純水中 (經蒸餾、離子交換樹脂、活性碳及微孔過濾器處理之純水，電阻大約 15 m Ω)置於 25℃黑暗中 12 小時，然後以電導度測定儀(Suntex，model SC-16，Taiwan) 測定電解質滲漏量 (A)，隨後將材料連同滲漏液以 121℃ 進行高溫高壓 (121℃，1.05 kg/cm^2) 之破壞 (15 分鐘)，取出樣品，待冷卻後再測定組織細胞內全部電解質之滲漏量 (B)，將所得到的 A 值除以 B 值再乘以 100 即爲此樣品之電解質相對滲透量，電導度測定值皆爲四重複之平均值。

五、葉片氣孔導度 (leaf conductance) 及蒸散速率 (transpiration) 之測定

葉片氣孔導度及蒸散速率之測定是採用

LI-160M steady state porometer(LI-COR Inc.，Nebraska, USA) 測定完整幼苗第三片完全展開葉片，由於高粱幼苗葉片狹長因此採用的偵測器 (sensor) 爲 LI-1600-01 型的 narrow leaf operture(開口面積0.5 cm^2)，本試驗的資料皆爲六次重複所得之值。

六、Triphenyl tetrazolium chloride (TTC) 測定

TTC 活力檢定是根據 Steponkus and Lanphear (1967) 方法進行，以 TTC 的還原能力來檢定植物組織在逆境下的代謝能力大小。逢機取高粱幼苗 3 株，剪取根部稱重，記錄鮮重，將根部切成 1 cm 長度，迅速放入含有 80% TTC 之緩衝液中 (0.05 Mpotassium-phosphate buffer，pH 7.4，0.1% Tween 20)，以眞空抽氣 30 秒後回壓，再置於 30℃ 黑暗中 18 小時。倒去反應過之 TTC 緩衝液，將組織以 5 ml 之蒸餾水沖洗，共清洗 3 次，隨後加入 95% 酒精 10 ml 以抽取組織內被還原的 TTC (呈紅色)，並於 80℃ 水浴中加熱 20 分鐘，吸取溶液置於 25 ml 定量瓶中，再加入 10 ml 95% 酒精於組織中，同上在100℃ 水浴中加熱 20 分鐘，吸取溶液混合於第一次的定量瓶中，最後以 95% 酒精定量至 25 ml 混合均勻，取部分溶液以光電比色計測定 485 nm 之吸光度，若爲葉片材料由於葉綠素的干擾極大，因此吸光度的測定波長改爲 530 nm，本試驗之資料皆爲三重複，每重複爲高粱幼苗 3 株之根部材料。

七、木質部泌出液流出速率 (xylem exudation rate) 之測定

木質部泌出液流出速率之測定是依據 BassiriRad et al. (1991) 的方法並加以修飾，亦即將不同處理時間的高粱幼苗地上部切除後，將根部置於飽和濕度下，收集一小時內其導管泌出液，計算木質液體積與收集的幼苗株數，測定單位時間內每株植株根部流出液體的體積變化，試驗資料爲 100 至 200 株高粱幼苗的平均值。

八、離層酸含量之測定：

離層酸含量之測定是利用酵素結合免疫法 (enzyme-linked immunosorbent assay, 簡稱 ELISA) 測定，係根據 Walker-Simmon's (1987) 間接 ELISA 方法，並經臺大農藝系作物生理研究室修飾而成，詳見 Lee et al. (1993)。

結 果

一、2R 與 80A 高粱品系在低溫下的反應

2R 與 80A 二個高粱品系，種子大小、色澤與植株生長形態不盡相同，2R 種子小且呈白色，80A 種子較大，色澤稍黃，2R 植株幼苗葉片細長，呈淡綠色，而 80A 幼苗粗矮，葉片呈深綠色；80A 幼苗自種植至第三葉完全展開約需 7 天，而 2R 幼苗約需 10 天。2 R 與 80A 幼苗在低溫下的表現明顯不同，由葉片水分含量與鮮重的試驗結果可看出，2R 幼苗經低溫處理後，葉片水分含量 (圖 1) 與鮮重 (圖 2) 均可維持，葉片亦無明顯枯萎或脫水，而 80A 幼苗低溫處理一天葉片就明顯脫水，低溫處理第四天，葉片水分含量 (圖 1) 與鮮重(圖 2) 均顯著下降，約僅對照組的 50%，由於電解質滲漏量的多少與植株低溫的耐性關係密切，因此本試驗亦測定 2R 與 80A 幼苗低溫下葉片電解質滲漏量的變化，結果如圖 3 所示，2R 幼苗葉片電解質滲漏量明顯較 80A 爲低，80A幼苗低溫處理二天，葉片電解質滲漏量約爲 2R 的二倍，而低溫處理四天葉片電解質滲漏量可高達 95%，此時2R 僅有50% 左右，顯示 2R 幼苗在低溫下細胞膜受害程度較 80A 爲小。

低溫下植株枯萎、脫水與葉片氣孔導度、蒸散速率及根部吸水能力有顯著相關。由圖 4 的結果可知，2R 幼苗低溫處理後氣孔可快

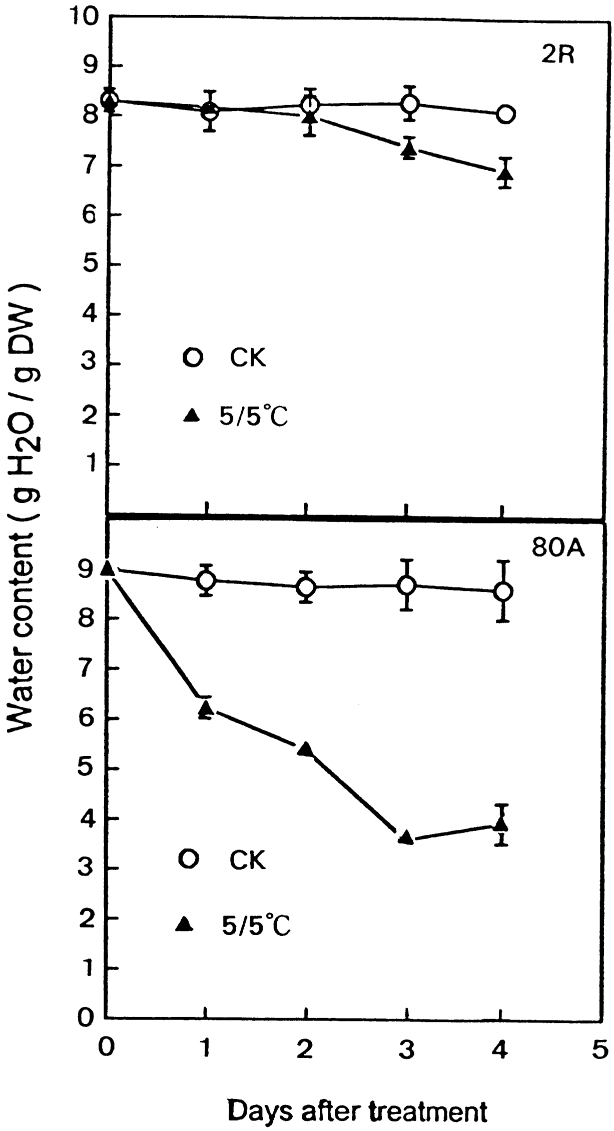

圖1. 不同品系之高粱幼苗常溫與低溫下水分含量之變化

Figure 1. Changes of water content in shoots of sorghum seedlings in response to chilling.
Bars indicate standard error of means.
Missing error bars represent that they are smaller than the label marks.

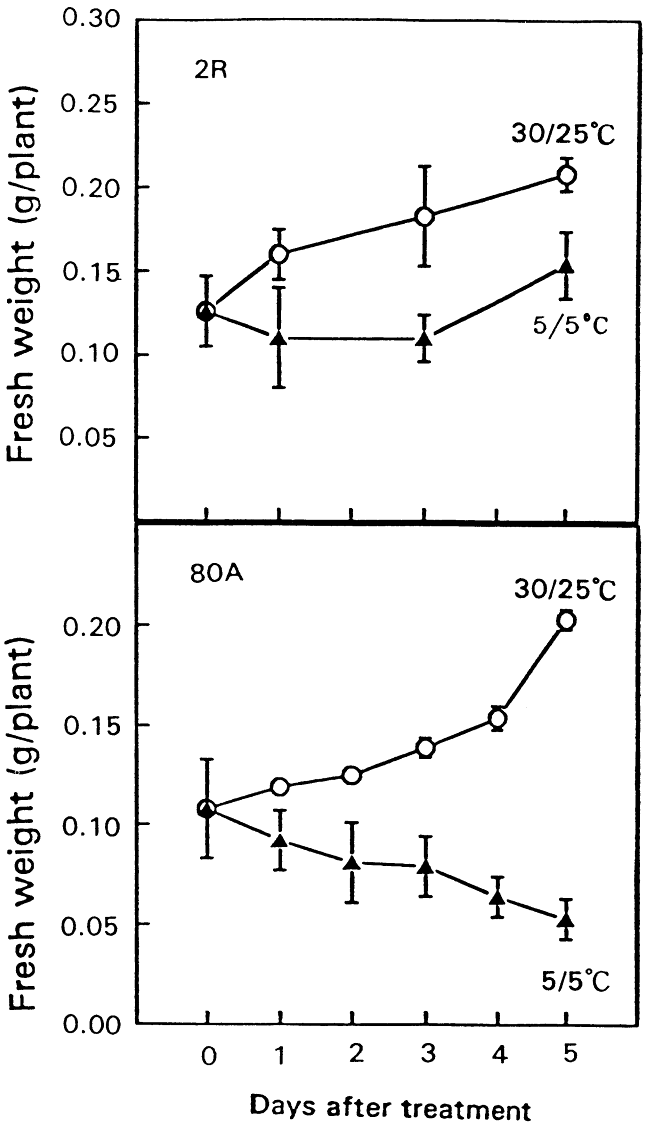

圖2. 不同品系之高粱幼苗常溫與低溫下地上部鮮重之變化

Figure 2. Changes of shoot fresh weight of sorghum seedlings in control (30/25℃) and 5/5℃ treatments. Bars indicate standard error of means.

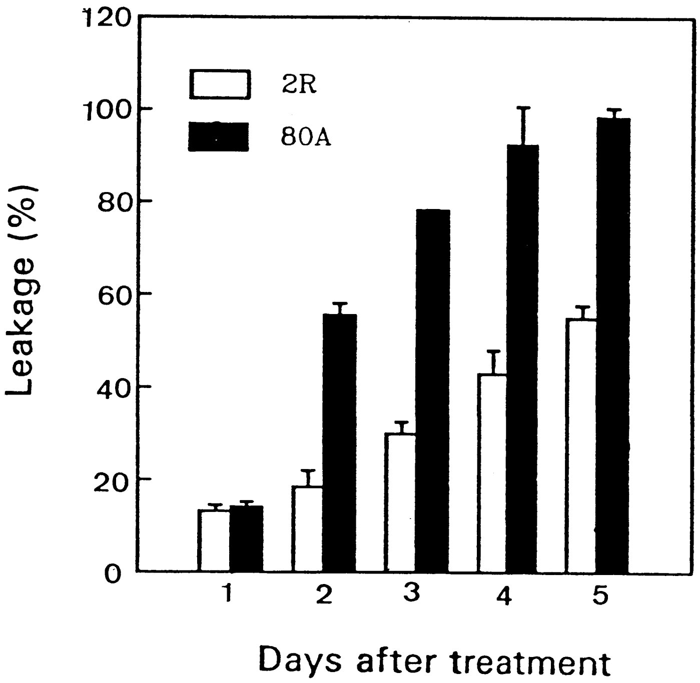

圖 3. 不同品系之高粱幼苗低溫下葉片電解質滲漏量之變化

Figure 3. Changes of electrolyte leakage of seedlingsafter 5/5℃ treatments.

Bars indicate standard error of means.

速關閉，低溫處理 3 小時氣孔導度已降至對照組的 50% ，且隨著低溫處理時間的延長，一直維持較低的氣孔導度與蒸散速率，而 80 A 幼苗進入低溫處理時，氣孔並未迅速關閉，由圖 4 的結果可看出，80A 幼苗經低溫處理3 小時氣孔導度與對照組並無差異，而隨著低溫處理時間的延長，氣孔導度與對照組的差異也不顯著。

2R 與 80A 二品系低溫下根部的活力亦不相同 (圖 5)，2R 幼苗的根部在低溫下仍可維持與對照組相當的活力，而 80A 幼苗的根部在低溫處理二天活力降至對照組的 60% ，而低溫處理四天後根部活力僅有對照組的 40% ，根部活力下降可能影響吸水能力，由圖 6 結果可知，低溫下 2R 與 80A 根部吸水能力都明顯較常溫爲低，但 2R 根部在低溫下的吸水能力仍較 80A 爲高，低溫處理 4 小時，80A 幼苗 xylem sap 的量只有 0.2 μ L/plant/h ，而 2R 仍有0.5 μ L/plant/h。低溫處理一天後，80A 幼苗木質液的量已低於 0.1 μ L/plan t/h。此時 2R 仍可維持 0.3 μ L/plant /h，由此可知 80A 幼苗在低溫下氣孔無法快速關閉，根部吸水能力下降無法提供足夠水分，此可能是 80A 幼苗在低溫下脫水、死亡的二個重要因子。

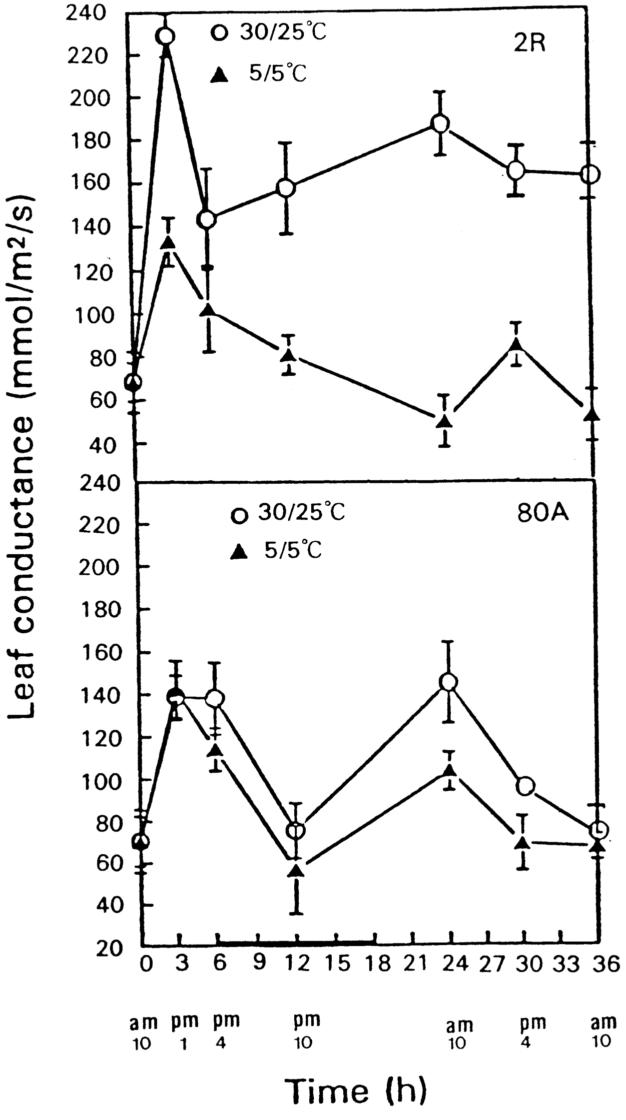

圖4. 不同品系之高粱幼苗常溫與低溫下葉片氣孔導度之變化

Figure 4. Changes of leaf conductance in 3rd leaves of sorghum seedlings under different treatments.
Bars indicate standard error of means.
Black segment indicates the dark period.

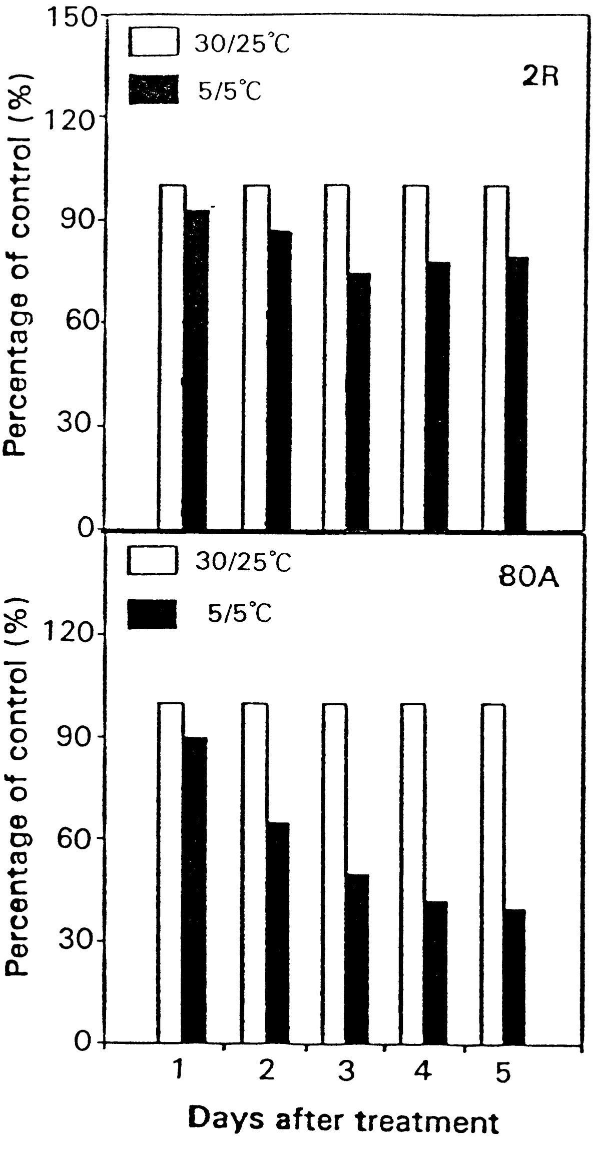

圖 5. 不同品系之高粱幼苗常溫與低溫下根部下根部 TTC 還原酵素之變化

Figure 5. Changes of root TTC reductase activity of 2R and 80A under different treatments.

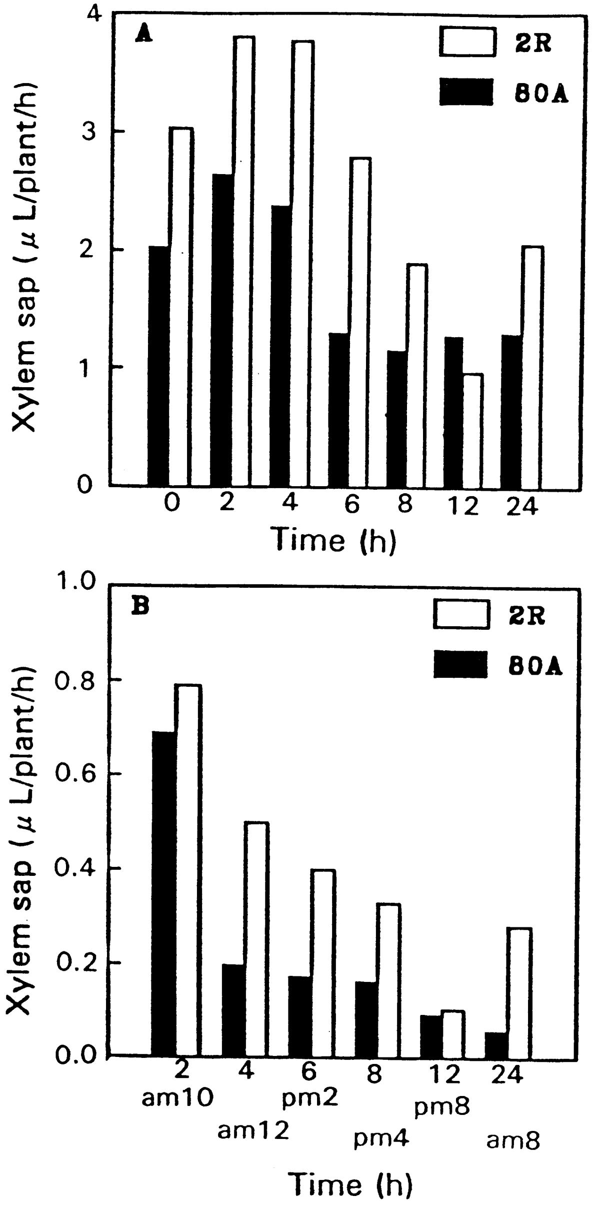

圖 6. 不同品系之高粱幼苗常溫與低溫下木質液流出速率之變化

Figure 6. Changes of the rate of xylem exudation of 2R and 80A sorghum seedlings. A: growng in a 30/25℃ growth chamber. B: 5/5℃ low temperature treatments.

二、內生 ABA 含量之變化

許多報告也指出，植物內生 ABA 含量之變化與其低溫耐性有明顯相關，因此本試驗也擬瞭解 2R 與 80A 二高粱品系在低溫下的不同反應與內生 ABA 含量有無相關，由試驗結果顯示 2R 幼苗地上部在低溫處理24小時 ABA 內生含量開始增加（圖7），由常溫下的 0.9 nmol/g DW 提高到 2.58 nmol/g DW，24 小時後 ABA 含量急速累積，至96小時累積量為對照組的 12 倍。而 80A 幼苗地上部也同樣在低溫處理 24小時後才大量累積 ABA，ABA 含量由處理前的 0.73 nmol/g DW 提高至 96 小時的 11.11nmol/g DW。由測定結果可知耐冷品系 2R 幼苗及不耐冷品系 80A 幼苗，在低溫下地上部內生 ABA 含量二品系間並無顯著之差異。

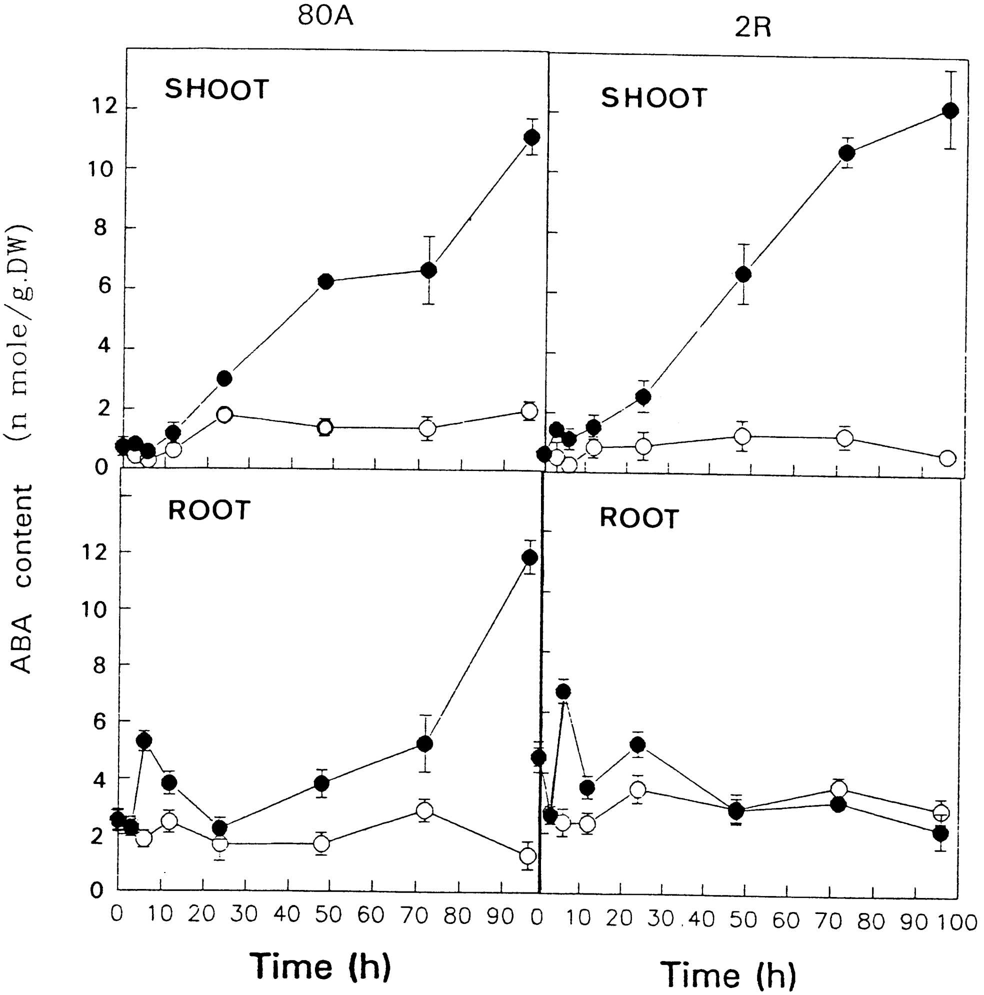

圖 7. 不同處理下高粱幼苗地上部與根部內生 ABA 含量之變化

Figure 7. Levels of endogenous cis-(＋)-ABA in shoots and roots of chilling sorghum seedlings Bars indicate standard error of means.

○ 30/25 ℃ ● 5/5 ℃

2R 與 80A 二品系幼苗根部ABA內生量在低溫處理 6 時會有上升現象，爾後則下降至和對照組相似含量。但 80A 品系之根部在 48 小時有上升趨勢，其含量由1.68 nmol /g D W 提高至 3.82 nmol/g DW，96 小時後則遽升至 11.9 nmol/g DW，而 2R幼苗根部處理48 小時後，即維持與對照組相似含量。80A 幼苗低溫處理後期根部內生ABA 的累積可能是根部受害所致，但眞正原因需進一步探討。

三、外加 ABA 對高粱幼苗耐冷性之影響

外加 ABA 處理可以增加植物低溫耐性，在許多作物均已被探討與研究，而在高粱卻鮮有報告。因此本試驗擬探討外加 ABA 是否也可增加 80A 幼苗對低溫的耐性。試驗之初，首先需決定何種 ABA 的處理濃度較爲適當，因此將三葉齡之高粱幼苗以不同濃度 (10^{-3} M、10^{-4}M、10^{-5}M) 的 ABA 前處理 24 小時，再移入低溫，經 2、4 天後取樣，測定葉片電解質滲漏量。由結果 (圖 8) 可知，不經 ABA 處理或以 10^{-5} M ABA 前處理，葉片電解質滲漏量均高於以10^{-3}M 或 10^{-4} M ABA 處理者，幼苗回溫後的存活率也較低。而以 10^{-3}M 或 10^{-4} M ABA 前處理的高粱幼苗確實可增加其對低溫的耐性，但因 10^{-3} M ABA 前處理的高粱幼苗，生長明顯受到抑制，而 10^{-4} M ABA 處理則否，因此本試驗乃以 10^{-4} M ABA 作爲後續 ABA 試驗的處理濃度。

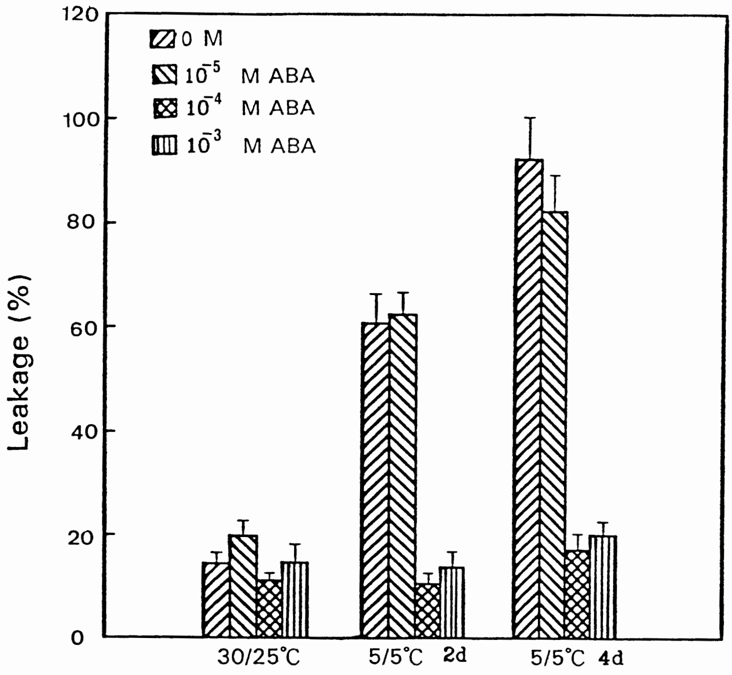

圖 8. 不同 ABA 處理濃度對 80A 幼苗低溫下葉片電解質滲漏量之影響

Figure 8. Changes of electrolyte leakage in leaves of sorghum seedlings. in different ABA concentration pretreatment for 24 h then intact seedlings chilled at 5/5℃ for 2 and 4 days. Bars indicate standard error of means.

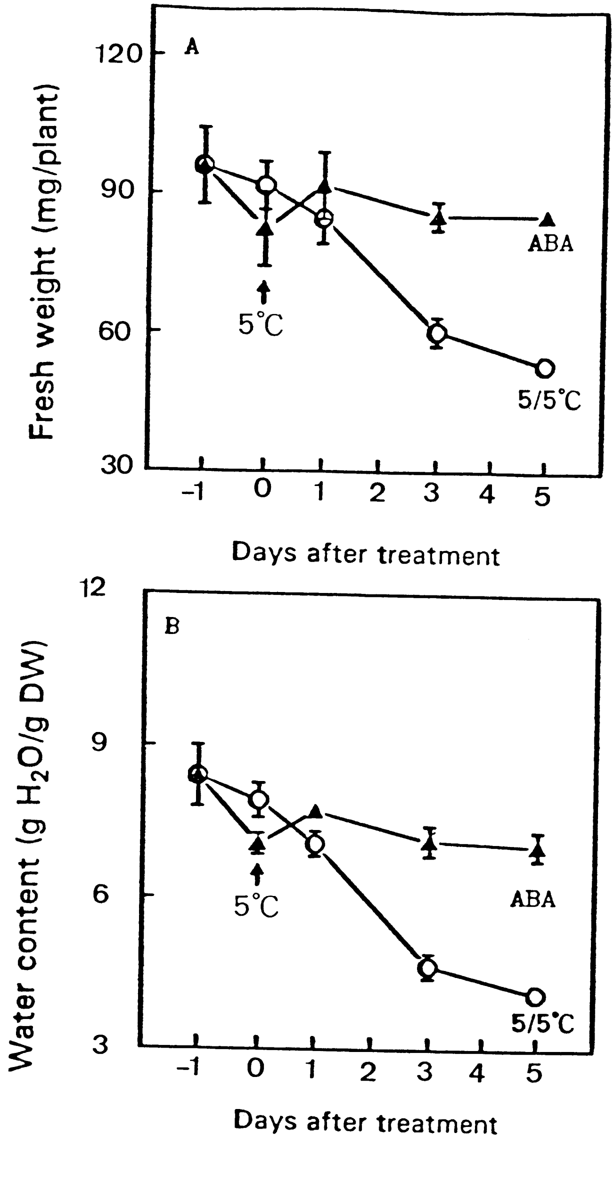

圖 9. 10^{-4} M ABA 處理對 80A 幼苗地上部鮮重與水分含量之影響

Figure 9. Changes of leaf fresh weight (A) and water content (B) of 80A seedlings after 10^{-4} M ABA Pretreatment then seedlings treated at 5/5℃ for different days.
Bars indicate standard error of means.

將三葉齡之 80A 幼苗以 10-4 M ABA 處理 24 小時後，再移入 5/5℃ 低溫處理，發現可明顯增加其對低溫之耐性。由圖 9 結果顯示，ABA 處理可維持 80A 幼苗在低溫下的水分含量(圖 9B) 與鮮重 (圖 9A)，外觀上亦無枯萎或脫水情形，而未經 ABA 前處理直接移入低溫的對照組，葉片水分含量與鮮重隨著低溫處理時間逐漸下降，葉片明顯脫水萎凋，ABA 前處理的幼苗，經低溫處理 5 天後，水分含量與鮮重僅減少約15% ，而未經 ABA 前處理的幼苗鮮重與水分含量減少 50 % 以上。由 ABA 處理後葉片蒸散速率的變化 (圖 10) 發現，ABA處理可使氣孔快速關閉降低蒸散速率，ABA 處理 2 小時蒸散速率已降低約35% ，事實上 ABA 處理 15 分鐘氣孔導度即明顯降低 (結果未列出)，當移入低溫時，由於氣孔已關閉，因此低溫下的蒸散作用大大減少，約只有對照組的50% ，並隨著低溫處理的時間一直維持較低的蒸散速率，此可能是減少葉片脫水的重要因子。ABA 除了可使地上部蒸散速率減少外，也會影響根部的表現，由圖 11 的結果得知，ABA 處理可維持低溫下 80A 幼苗根部的生長，經 ABA 處理的幼苗根部鮮重雖然較常溫生長下的幼苗爲低，卻明顯高於未經 ABA 前處理而移入低溫生長的對照組，未經 ABA 處理的幼苗，在低溫下其根部的生長受到明顯的抑制或延遲，此外 ABA 處理也可顯著增加根部的活力(圖 12)，ABA 前處理 3 小時，根部活力已提高一倍，處理 6 至 12 小時，根部活力達最高 (圖 12A)，經 ABA 前處理 24 小時後移入低溫處理其根部活力明顯較對照組 (5/5℃) 爲高，而與常溫生長下的對照組差異不大 (圖 12B)。由圖 13 的結果發現，ABA 處理也可增加根部的吸水能力，ABA 前處理3 至 6 小時，木質部泌出液較對照組增加 80% (圖 13A)，進入低溫處理後，不論是否有ABA 前處理，木質部泌出液均顯著降低，但 ABA 處理者，木質部泌出液仍較對照組高出甚多 (圖 13B)。5/5℃ 低溫處理 24 小時後，對照組木質部泌出液極少(低於 0.05 μ L/plant) ，而 ABA 處理者尙可維持 0.5 μ L/plant 左右。由此結果推知 ABA 處理一方面影響地上部的表現，促使氣孔快速關閉，減少水分蒸散，另一方面也影響根部表現，增加根部活力並維持根部生長，藉由地上部與地下部共同調節而增加 80A 幼苗對低溫的耐性。

討　論

起源熱帶與亞熱帶的作物較溫帶作物對低溫敏感，由於遺傳背景不同或長時間不同環境馴化的結果，可能使同一作物不同品系對低溫具有不同的敏感度 (Bramlage, 1982)。本研究曾就不同來源之 40 個高粱品系進行低溫耐性之篩選，並以滲漏量做爲低溫傷害的相關指標(Sulc et al., 1991)。結果發現在參試的品系中，低溫處理二天後平均的滲漏量介於 70 至 80% 之間，但其中 2R 的滲漏量最低只有 56% ，而 80A 可達 95% (高等，1994a)，因此後續的試驗乃採用此二高粱品系爲材料進行深入探討。

由試驗結果可知，80A 幼苗在低溫下葉片枯萎、脫水 (圖 1)，鮮重下降 (圖 2)，電解質滲漏量增加 (圖 3)，而 2R 品系則否，電解質滲漏量的增加被認爲是細胞膜半透性遭到破壞所致，Palta and Li (1980) 認爲細胞膜受低溫的傷害主要是蛋白質的性質改變所致。而細胞膜上脂肪的分解或成分的改變亦被認爲是低溫下細胞膜受害的原因之一(Bulder et al., 1989 ; Parkin and Kuo, 1989) 。由於 2R 的滲漏量顯著較 80A 爲低，推測 2R 在低溫下能夠維持膜的完整性而較耐低溫。

由於葉片脫水與氣孔關閉具有極大相關，

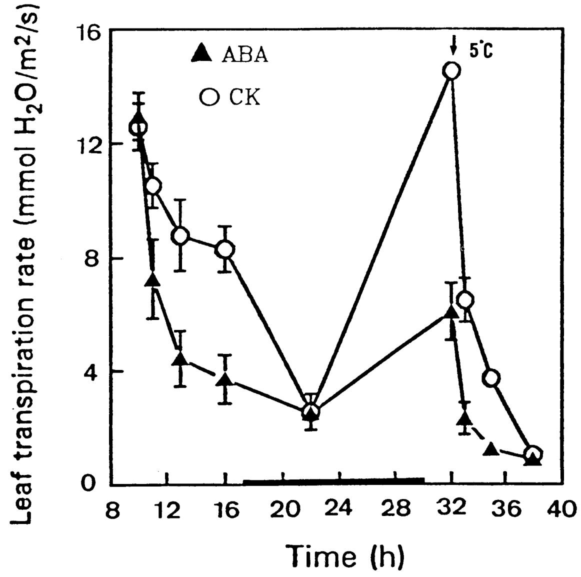

圖 10. 低溫與 ABA 處理對 80A 幼苗葉片蒸散速率之影響

Figure 10. Changes of leaf transpiration rate of 80A seedlings under 5/5℃ and ABA treatment.
Bars refer standard error of means.
Arrow indicates the start of treatment.
Black segment indicates the dark period.

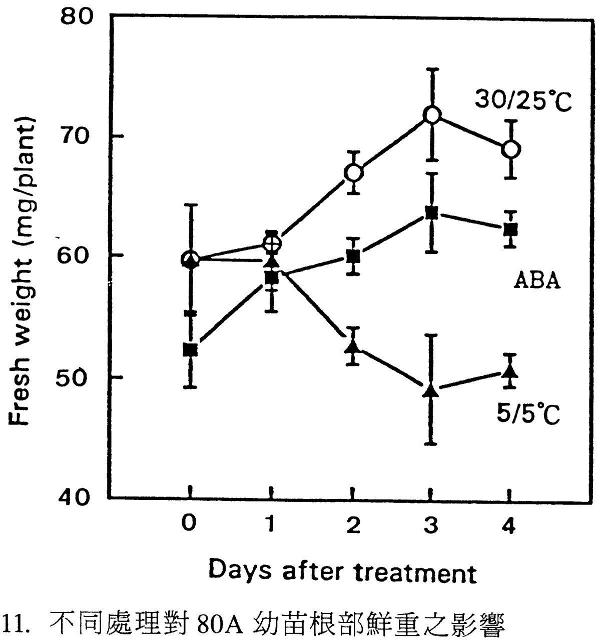

圖 11. 不同處理對 80A 幼苗根部鮮重之影響

Figure 11. Changes of root fresh weight of 80A seedlings under different treatment.
Bars indicates standard error of means.

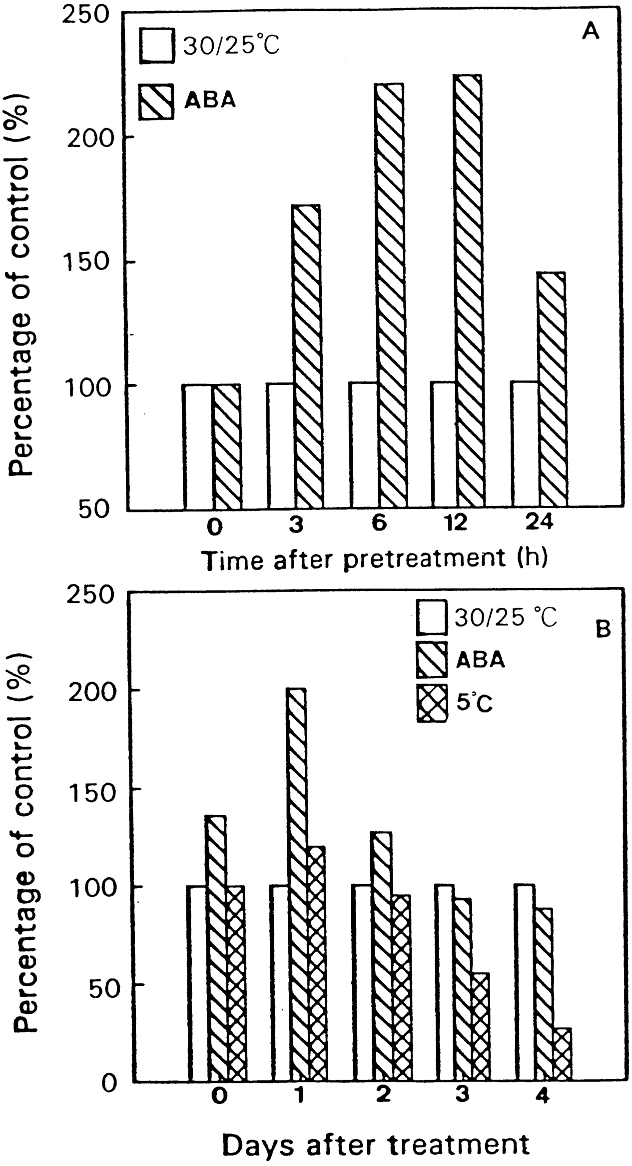

圖 12. 80A 幼苗 ABA 前處理 (A) 與移入低溫處理 (B) 根部 TTC 還原酵素之變化

Figure 12. Changes of root TTC reductase activity of sorghum seedlings under 10^{-4} M ABA pretreatment for 24 h (A) and intact seedlings treated at 5/5 ℃ for different days (B).

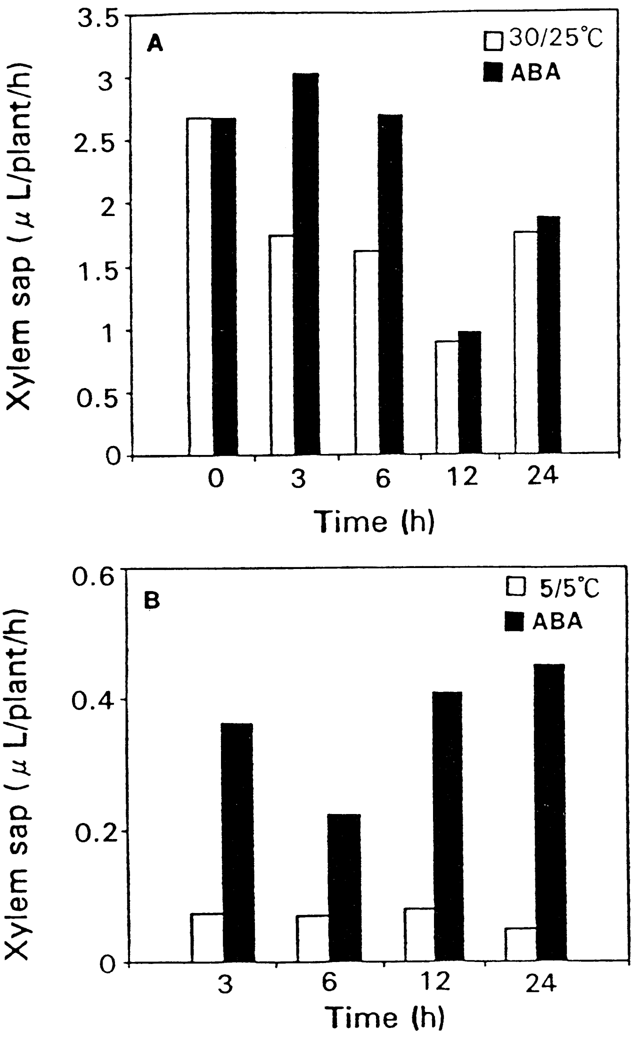

圖 13. 高粱幼苗根部常溫 (A) 與低溫下 (B) 木質液流出速率之變化

Figure 13. Changes of the rate of xylem exudation of sorghum seedlings (80A) under 10^{-4} M ABA pretreatment for 24 h (A) and intact seedlings treated at 5/5 ℃ for different hours.

因此也測定 2R 與 80A 幼苗低溫下氣孔導度的變化 (圖 4)，結果發現 2R 幼苗低溫下氣孔可以快速關閉而 80A 則否，此可能是造成 80A 葉片脫水的主要原因之一。Eamus and Wilson (1983) 以耐低溫的豌豆與不耐低溫的菜豆爲材料，探討低溫下二者生理反應之差異，結果發現菜豆在低溫下氣孔無法快速關閉造成葉片萎凋、膨壓下降，是致死的主要原因；相反的，豌豆在低溫下具有高的膨壓潛勢，且水分潛勢與滲透潛勢也與對照組相

似。Vigh et al. (1981) 亦發現耐低溫的玉米 (KSC360) 可在低溫下快速關閉氣孔並增加葉片蠟質的形成速率，但不耐低溫的玉米 (Lyc) 則否，由此可知，低溫下氣孔是否快速關閉是影響植株低溫下葉片枯萎脫水的重要原因。

葉片萎凋除了受氣孔的控制外，與根部活力及吸水能力也有明顯相關，Eamus and Wilson (1983) 認爲菜豆的低溫傷害除了氣孔無法快速關閉外，根部吸水也受到限制，Pardossi et al. (1992) 同樣也發現菜豆在低溫下葉片蒸散速率明顯快於根部吸水速度，因此造成葉片枯萎。Markhart et al. (1979) 將不耐低溫的大豆根部低溫處理時，根部吸水速率的 Arrhenius plot 斷折點由 14.7℃ 降爲 8℃，但耐低溫的油菜卻沒有改變斷折點，顯示不耐低溫的大豆在低溫下根部吸水能力受到影響，但油菜影響不大。BassiriRad et al. (1991) 發現低溫影響高粱的根部吸水速率，主要乃因爲水分傳導減少之故，但大麥卻是因爲 ion flux 受到抑制，可見不同作物根部對溫度的反應不盡相同。由本試驗的結果 (圖 5 與圖 6) 可看出 2R 品系在低溫下較 80 A 具有高的根部活力與吸水能力，因此可以提供地上部較多的水分，加上氣孔快速關閉，故在低溫下無脫水萎凋癥狀，而 80A 在低溫下氣孔無法快速關閉加上根部吸水能力下降，無法充分供給地上部水分，可能是導致80A 在低溫下脫水死亡的二個重要原因。

許多報告指出，低溫下內生 ABA 含量的提高與低溫耐性有明顯相關，Lee et al. (1993) 探討不同耐冷性的水稻品種內生 ABA 含量發現耐冷品種的水稻 (臺農67號)，在低溫下不論地上部或地下部均可快速合成 ABA，而不耐冷品種則否。Wightman (1979) 曾以耐冷小麥品系 Kharkov 與不耐冷小麥品系 Capelle 爲材料進行低溫處理，結果顯示Kharkov 較 Capelle 有較高的內生 ABA 含量，但 Lalk and Dorffling (1985) 以另外兩個不同耐冷性的冬小麥品系爲材料，卻發現內生 ABA 含量在二品系並無差異，此種不同的結果可能是因爲兩者所選用的品系不同及所取材的差異所致。本試驗測定高粱幼苗低溫下內生 ABA 的含量結果發現，不論耐冷品系 2R 或不耐冷品系 80A 地上部與根部 ABA 含量在低溫處理後均增加，品種間含量並無差異。此結果與 Lalk and Dorffling (1985) 的冬小麥試驗所得的結果相似，但與水稻 (Lee et al., 1993)、馬鈴薯 (Daie and Campbell, 1981) 卻截然不同，除了物種差異外，品種對 ABA 敏感度不同可能也是一個重要因子 (Koornneef et al., 1989)。此外 Tardieu et al. (1993) 認爲測定全株的 ABA 含量有時無法看出品種的差異，因爲 ABA 控制氣孔的反應是保衛細胞與葉肉細胞內 ABA 的重新分佈，而且部分來自根部合成的 ABA (特別是缺水時) 是經由木質部運送，故檢測 xylem sap 中 ABA 濃度比全株 ABA 含量 (bulk ABA) 可能更能反應 ABA 與植株逆境之關係 (Zhang et al., 1987)。

外加 ABA 處理可以增加對低溫的抵抗性，已在許多作物被證實，例如常溫下苜蓿 (Mohapatra et al., 1988)、阿拉伯芥 (Heino et al., 1990)、馬鈴薯 (Tseng and Li, 1991) 等以 ABA 處理即可誘導低溫耐性，而不需低溫處理即具有冷馴化能力。而 Chen and Gusta (1983) 也發現在小麥、黑麥與白露草的懸浮細胞，ABA 所誘導的凍溫耐性較低溫耐性爲強。Lee et al. (1993) 也發現 ABA 前處理 24 小時可顯著提高不耐冷水稻品種對低溫的耐性。Heino et al. (1990) 發現阿拉伯芥的 ABA 突變種對低溫沒有抗性，但外加 ABA 處理則可恢復其低溫抗性，此乃直接證明 ABA 與低溫抗性之關係。本試驗中爲得知何種 ABA 濃度對高粱幼苗最爲有利並不會造成傷

害，故試驗之初乃選用不同濃度的 ABA 處理並以滲漏量爲指標探討何種 ABA 處理濃度可以有效減少高粱幼苗低溫傷害，試驗結果中(圖 8)，顯然 10^{-4} M ABA 與 10^{-3} M ABA 均可達到增加高粱幼苗低溫抗性的效果，但 10^{-3} M ABA 對高粱幼苗所造成的傷害大於 10^{-4} M ABA 處理，故在後續的試驗中均以 10^{-4} M ABA 爲前處理濃度，此處理濃度較水稻 (10^{-5} M) (Chu and Lee, 1992)、白露草 (7.5×10^{-5} M) (Tanino et al., 1990)、油菜 (5×10^{-5} M) (Orr et al., 1990)、小麥 (7.5×10^{-5} M) (Chen and Gusta, 1983) 爲高但與玉米 (10^{-4} M) (Xin and Li, 1993a) 相同。

本試驗中不耐冷的高粱品系 80A 幼苗低溫處理後，葉片鮮重下降、水分含量降低，葉片明顯枯萎脫水，但經 10^{-4} M ABA 前處理 24 小時後再移入低溫處理，可明顯減少水分喪失並維持鮮重，降低滲漏量，而增加低溫的抗性(圖 9)，ABA 誘導低溫耐性的機制並不清楚，然而一般認爲 ABA 與維持細胞內水分的平衡有密切關係，而低溫下氣孔無法快速關閉，常是導致植株脫水的重要原因之一。Eamus and Wilson (1983)及Pardossi et al. (1992) 均發現菜豆於低溫下氣孔無法快速關閉是造成菜豆幼苗脫水致死的重要因素。Rikin et al. (1976) 也發現胡瓜幼苗低溫下，地上部生長受阻，鮮重下降。Lee (1993) 以不同耐冷性水稻品種爲材料，發現不耐低溫的水稻品種 (臺中在來1號) 於低溫處理下氣孔無法快速關閉，造成植株捲曲脫水。本試驗中 80A 品系外加 ABA 處理後卻可顯著降低蒸散速率 (圖 10)，尤其在低溫下 ABA 前處理者氣孔已關閉，蒸散速率也明顯降低，故仍可維持 80A 植株鮮重與水分含量。Eamus and Wilson (1983) 發現 ABA 必須於常溫下進行前處理才可促使氣孔關閉，增加菜豆對低溫抗性，若於低溫下再處理則無法達到效果。

低溫下另一個影響植株脫水的因子是根部吸水能力的降低，由於低溫下細胞膜的構造發生改變，使其對水分的通透性降低，水分子間的粘度增加，影響根部吸水能力。在本試驗中未經 ABA 處理的 80A 幼苗，根部生長明顯受到抑制或延遲 (圖 11)，活力也下降 (圖 12)，因此可能影響了根部吸水能力，加上氣孔無法快速關閉，故造成 80A 幼苗葉片嚴重脫水。而 ABA 處理除了可促使 80A 幼苗葉片氣孔快速關閉外，也影響根部的反應，經 ABA 處理的植株，低溫下仍可維持根部生長，並提高根部的活力與吸水能力 (圖 13)，Markhart (1984) 發現 50 μ M ABA 處理可明顯減少低溫對根部水分傳導的傷害，增加根部吸水能力。Glinka (1980) 也發現 ABA 處理可促使菜豆及向日葵根部組織的吸水能力。BassiriRad and Radin (1992) 發現 ABA 處理可增加高粱及大麥切離根的木質部泌出速率，但二者的促進方式不同，對高粱而言 ABA 乃增加高粱根部的水分傳導，而使水分傳導速率增加，而大麥主要是增加 ion flux rate。由以上的結果可知，ABA 促進 80A 幼苗低溫耐性的增加一方面促使氣孔快速關閉減少低溫下的蒸散作用外，另一方面 ABA 也影響根部的生長與活力，促進植株吸水能力，以避免供水不足，故 ABA 與維持植株水分的平衡有密切關係。

ABA 除了改變 80A 幼苗低溫下的生理反應外，在試驗中也發現 ABA 可以明顯的改變根部的形態，包括根尖膨大、密生根毛。若將此根尖固定進一步以石蠟切片觀察，則發現有支根與 early metaxylem 的分化，此形態之變化在對照組中並未發現。ABA 誘導根部形態的改變，眞正的功能並不清楚，但由本試驗中圖 13 之結果推測，ABA 處理可能與吸水能力的增加有關。此外，本

實驗室目前也正著手探討ABA的反應是否藉由 Ca^{2+} 的作用，初步的結果發現若以 Ca^{2+} 的 channel blocker 抑制 Ca^{2+} 的進出時，根部膨大現象有被抑制之情形，同時木質部泌出液的流出速率亦有減少之趨勢，此結果初步顯示ABA作用似乎有 Ca^{2+} 的參與，而ABA所誘導的根部形態改變與吸水能力之增加似乎具有相關。(Monroy et al., 1993；Allan et al., 1994)

另外本實驗室也針對ABA或低溫對蛋白質合成與基因表現之影響進行研究，以 ^{35}S-methionine 進行 *in vivo* 或 *in vitro* 的標定後進行電泳分析，初步結果發現不論低溫或ABA處理，均可誘導某些特殊蛋白質的合成，其中以熱穩定蛋白質型式的變化更為顯著，一般認為低溫所誘導的熱穩定蛋白質為一種低溫保護蛋白質 (Lin et al., 1990；Wolfraim and Dhindsa, 1993)，而在高粱是否也有類似的功能則需進一步的探討。因此，ABA不僅影響高粱幼苗的生理反應，也影響形態與蛋白質的變化，顯示ABA的調節作用已涉及分子層次，而非單純的生理反應而已。

誌 謝

本試驗承蒙行政院國家科學委員會與農業委員會補助經費，另臺大農藝系育種研究室、臺中及臺南改良場慨贈高粱種子，特此誌謝。

引用文獻

1. 高小玲、盧虎生、朱 鈞。1994a。不同耐冷品系高粱幼苗低溫下之生理反應。投稿中）。
2. 高小玲、盧虎生、朱 鈞。1994b。離層酸對高粱幼苗耐冷性之影響。(投稿中)
3. 姚銘輝、朱 鈞。1993。脯胺酸、離層酸、氣孔導度與高粱幼苗耐冷性。中華農藝 3: 91-100。
4. 姚銘輝、朱 鈞。1992。離層酸對高粱幼苗葉片氣孔導度及耐冷性之影響。中華農學會報 160:43-54.
5. Allan, A. C., M. D. Fricker, J. L. Ward, M. H. Beale, and A. J. Trewavas. 1994. Two transduction pathways mediate rapid effects of abscisic acid in *Commelina* guard cells. Plant Cell 6:1319-1328.
6. BassiriRad, H., J. W. Radin, and K. Matsuda. 1991. Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum root. I. Relationship to leaf growth. Plant Physiol. 97:426-432.
7. BassiriRad, H. and J. W. Radin. 1992. Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum root. II. Effect of abscisic acid. Plant Physiol. 99:34-37.
8. Bramlage, W.J. 1982. Chilling injury of crops of temperate origin. HortScience 17: 165-168.
9. Bulder, H. A. M., W. R. Leij, E. J. Speek, P. R. Hasselt, and P. J. C. Kuiper. 1989. Interaction of drought and low temperature stress on lipid and fatty acid composition of cucumber genotypes differing in growth response and suboptimal temperature. Physiol. Plant. 75:362-368.
10. Chen, T. H. H. and L. V. Gusta. 1983. Abscisic acid induced freezing resistance in cultured plant cells. Plant Physiol. 73:71-75.
11. Chu, C. and T. M. Lee. 1989. The relation-

ship between ethylene biosynthesis and chilling tolerance in seedling of rice (*Oryza sativa* L.). Bot. Bull. Academia Sinica. 30:263-273.

12.Chu, C. and T. M. Lee. 1992. Regulation of chilling tolerance in rice seedlings by plant hormones. Korean J. Crop Sci. 37:288-298.

13.Daie, J. and W. F. Campbell. 1981. Response of tomato plants to stressful temperature. Plant Physiol. 67:26-29.

14.Eamus, D. and J. M. Wilson. 1983. ABA levels and effect in chilled hardened *Phaseolus vulgaris*. J. Exp. Bot. 34:1000-1006.

15.Eamus, D. and J. M. Wilson. 1984. A model for the interaction of low temperature, ABA, IAA, and CO_2 in the control of stomatal behaviour. J. Exp. Bot. 35:91-98.

16.Flanagan, A. M. J. and J. Singh. 1987. Alteration of gene expression during the induction of freezing tolerance in *Brassica napus* suspension cultures. Plant Ph ysiol. 85:699-705.

17.Gau, S. L., H. S. Lur, and C. Chu. 1992. Amelioration of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) seedling to chilling stress by abscisic acid. The Proceedings of the Society for the Advance of Breeding Researches in Asia and Oceanian (SABRO). International Symposium on Im pact of Biological Research on Agricultural Productivity. Taichung, Taiwan, R.O. C. pp. 255-264.

18.Gilmour, S. J. and M. F. Thomashow. 1991. Cold acclimation and cold-regulated gene expression in ABA mutants of *Arabidopsis thaliana*. Plant Mol. Biol. 17:1233-1240 .

19.Glinka, Z. 1980. Abscisic acid promotes both volume flow and ion release to the xylem in sunflower. Plant Physiol. 73:309 -314.

20.Heino, P., G. Sandman, V. Lang, K. Nordin, and E. T. Palva. 1990. Abscisic acid deficiency prevents development of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. Theor. Appl. Genet. 79:801-806.

21.Houde, M., J. Danyluk, J. F. Laliberte, E. Rassart, R. S. Dhindsa, and F. Sarchan. 1992. Cloning, characterization and expression of a cDNA encoding a 50 kilodalton protein specifically induced by cold acclimation in wheat. Plant Physiol. 99:1381-1387.

22.Koornneef, M., C. J. Hanhart, H. W. M. Hilhost, and C. M. Karssen. 1989. In vivo inhibition of seed development and reserve protein accumulation in recombinants of abscisic acid biosynthesis and responseness mutants in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. 90:463-469.

23.Kushad, M. M. and G. Yelenosky. 1987. Evaluation of polyamine and proline levels during low temperature acclimation in *Citrus*. Plant Physiol. 84:692-695.

24.Lalk, I. and K. Dorffling. 1985. Harding, abscisic acid, proline and freezing resistance in two winter wheat varieties. Physiol. Plant. 63:287-292.

25.Lee, S. P. and T. H. H. Chen. 1993. Molecular cloning of abscisic aicd-responsive mRNAs expressed during the induction of freezing tolerance in bromegrass (*Bromus* inermis Leyss) suspension culture. Plant Physiol. 101:1089-1096.

26.Lee, T. M., H. S. Lur and C. Chu. 1993. Role of abscisic acid in chilling tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. I. Endogenous abscisic acid levels. Plant Cell Environ. 16:481-490.

27.Leopold, A. C. and L. D. Nooden. 1984. Hormonal regulatory system in plants. In: *Hormonal Regulation of Development* (T. K. Scott, ed.), Springer-Verlag Academic Press, New York, pp.4-17.

28.Lin, C., W. W. Guo, E. Everson, and M. F. Thomashow. 1990. Cold acclimation in Arabidopsis and wheat. Plant Physiol. 94: 1078-1083.

29.Luo, M., J. H. Liu, S. Mohapatra, R. D. Hill, and S. S. Mohapatra. 1992. Characterization of a gene family encoding abscisic acid- and environmental stress-inducible proteins of alfalfa. J. Biol. Chem. 267:1536 7-15374.

30.Markhart, A. H. 1984. Amelioration of chilling-induced water stress by abscisic acid-induced changes in root hydraulic conductance. Plant Physiol. 78:81-83.

31.Markhart, A. H., E. L. Fiscus, A. W. Naylor, and P. J. Kramer. 1979. Effect of temperature on water and in ion transport in soybean and *Broccoli* system. Plant Physiol. 64:83-87.

32.Mohapatra, S. S., R. J. Poole, and R. S. Dhindsa. 1988. Detection of two membrane polypeptides induced by abscisic acid and cold acclimation: possible role in freezing tolerance. Plant Cell Physiol. 29: 727-730.

33.Monroy, A. F., F. Sarhan, and R. S. Dhindsa. 1993. Cold-induced changes in freezing tolerance, protein phosphorlyation, and gene expression. Plant Physiol. 102:1227-1235.

34.Morris, L. L. 1982. Chilling injury of horticultural crops: an overview. HortScience 17:161-162.

35.Orr, W., A. M. Johnson-Flanagan, W. A. Keller, and J. Singh. 1990. Induction of freezing tolerance in microspore-derived embryos of winter Brassica napus. Plant Cell Rep. 8:579-581.

36.Palta, J. P. and P. H. Li. 1980. Alternations in membrane transport properties by freezing injury in herbaceous plants: evidence against rupture theory. Physiol. Plant. 50; 169-175.

37.Pardossi, A., P. Vernieri, and F. Tognoni. 1992. Involvement of abscisic acid in regulating water status in *Phaseolus vulgaris* L. during chilling. Plant Physiol. 100:1243-1250.

38.Parkin, K. L. and S. J. Kuo. 1989. Chilling -induced lipid degradation in cucumber (*Cucumis sativa* L. cv hybrid C) fruit. Plant Physiol. 90:1049-1056.

39.Reaney, M. J. T. and L. V. Gusta. 1989. The effect of abscisic acid, kinetin and gibberellin on freezing tolerance in smoth bromegrass (*Bromus inermis*) cell suspension. Can. J. Bot. 67:3640-3646.

40.Rikin, A., D. Atsmon, and C. Gilter. 1979. Chilling injury in cotton (*Gossypium hirsutum* L.): prevention by abscisic acid. Plant Cell Physiol. 20:1537-1546.

41.Rikin, A., A. Blumrenfeld, and A. E. Richmond. 1976. Chilling resistance as affected by stressing environments and

abscisic acid. Bot. Gaz. 137:307-312.

42.Rikin, A., M. Waldman, A. E. Richmond, and A. Dovart. 1975. Hormonal regulation of morphogenesis and cold-resistance. J. Exp. Bot. 26:175-183.

43.Robertson, A. J., L. V. Gusta, M. J. T. Reaney, and M. Ishikawa. 1987. Protein synthesis in bromegrass (*Bromus inermis* Leyss) cultured cells during the induction of frost tolerance by abscisic acid or low temperature. Plant Physiol. 84:1331-1336.

44.Robertson, J. M., K. T. Hubick, E. C. Yeung, and D. M. Reid. 1990. Developmental response to drought and abscisic acid in sunflower root. I. Root growth, apical anatomy and osmotic adjustment. J. Ext. Bot. 41:325-337.

45.Smith, P. G. and J. E. Dale. 1988. The effects of root cooling and excision treatments on the growth of primary leaves of *Phaseolus vulgaris* L. New Phytol. 110: 293-300.

46.Steponkus, P. L. and O. F. Lanphear. 1967. Refinement of the triphenyl tetrazolium chloride method of determining cold injury. Plant Physiol. 35:543-548.

47.Sulc, R. M., K. A. Albercht, and S. H. Duke. 1991. Leakage of intracellular substance as an indicator of freezing injury in alfalfa. Crop Sci. 31:430-435.

48.Tanino, K. K., T. H. H. Chen, L. H. Fuchigami, and C. J. Weiser. 1990. Me tabolic alteratons associated with abscisic acid induced frost hardiness in bromegrass suspension culture cells. Plant Cell Physiol. 31:505-511.

49.Tanino, K. K., T. H. H. Chen, L. H. Fuchigami, and C. J. Weiser. 1991. Abscisic acid-induced cellular alternation during the induction of freezing tolerance in bromegrass cells. J. Plant Physiol. 137: 619-624.

50.Tardieu, F., J. Zhang, and D. J. G. Growing. 1993. Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status: a test of a model for droughted or ABA-fed field -grown maize. Plant Cell Environ. 16:413-420.

51.Thimann, K. V. 1960. Plant growth. In: *Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth* (W. W. Nowinski, ed.), Elsevier, Amsterdam, pp.748-822.

52.Thomashow, M. F. 1990. Molecular genetics of cold acclimation in higher plant. Adv. in Genet. 28:99-132.

53.Tseng, M. J. and P. H. Li. 1991. Changes in protein synthesis and translatable messenger RNA populations associated with ABA-induced cold hardiness in potato (*Solanum commersonii*). Physiol. Plant. 81:349-358.

54.Vigh, L., I. Horvath, T. Farkas, L. A. Mustardy, and W. F. Daniel. 1981. Stomatal behaviour and cuticular properties of maize leaves of different chilling-resistance during cold treatment. Physiol. Plant. 51:287-290.

55.Walker-Simmons, M. 1987. Embryonic ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistance and suspectible cultivar. Plant Physiol. 84:61-66.

56.Wightman, F. 1979. Modern chromatographic methods for identification and

quantification of plant growth regulators and their application to study of prechanges in hormonal substances in winter wheat during acclimation to cold stress conditions. In: *Plant Regulation* and *World Agriculture* (T. K. Scott, ed.), Plenum Press, New York, pp.327-377.

57.Wolfraim, L. A. and R. S. Dhindsa. 1993. Cloning and sequencing of the cDNA for cor17, a cold acclimation-specific gene of alfalfa. Plant Physiol. 103:667-668.

58.Xin, Z. and P. H. Li. 1993a. Alteration of gene expression associated with abscisic acid-induced chilling tolerance in maize suspensoin culture cells. Plant Physiol. 101: 277-284.

59.Xin, Z and P. H. Li. 1993b. Relationship between proline and abscisic acid in the induction of chilling tolerance in maize suspension-cultured cells. Plant Physiol. 103: 607-613.

60.Yoshida, S., D. A. Forno, J. M. Cock, and K. A. Gomez. 1976. Laboratory Mannual for Physiological Studies of Rice. 3rd ed, The International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Phillippines.

The Relationship Between ABA and Chilling Tolerance in Sorghum (*Sorghum bicolor* L.) Seedlings

Sheau-Ling Gau[1], Ming-Hwi Yao[2], Huu-Sheng Lur[1] and Chun Chu[1]

[1] Department of Agronomy, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R.O.C.

[2] Department of Agricultural Engineer, Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

The objectives of this research were to study the physiological responses of sorghum seedlings to low temperature. The role of ABA on chilling tolerance was also investagated. Results showed that under chilling condition, water content and fresh weight of shoots of 80A decreased rapidly and the leaves dehydrated significantly after being exposed for 1 day. However, under the same condition little water lose in 2R leaves was observed. Electrical leakage in leaves of 80A increased rapidly with the time of cold treatment, whereas apparent less increasing were shown in 2R seedlings. The differences of leaf stomatal conductance and root hydraulic conductance between 2R and 80A were also examined. Leaf stomtal conductance of 2R reduced rapidly after transferring to 5/5℃ treatment, whereas 80A stayed at a high level similar with the control during the chilling period. In addition, 2R showed a significantly higher root TTC reductase activity and xylem exudation rate than did 80A under low temperature. When seedlings were subjected to 5℃, the level of endogenous abscisic acid in both shoot and root increased rapidly. However, no discernible difference in the level of chilling- induced abscisic acid was observed between 2R and 80A. Results also showed that pretreatment of ABA in solution could significantly prevent 80A seedling from chilling injury significantly. Two hours after 10^{-4} M ABA pretreatment, transpiration rate and stomatal conductance of the 3rd leaf of sorghum seedling were dramatically reduced. The lower level of leaf transpiration rate could prevent water loss and maintain fresh weight of 80A seedling during low temperature treatment. Exogenous application of ABA also increased root TTC reductase activity and the amount of xylem sap remarkably. The present results suggested that ABA may be involved in the amelioration process of sorghum seedlings to chilling injury through keeping water balance under cold condition.

Key words : Sorghum, Chilling tolerance, ABA, Leaf transpiration rate, Xylem sap, Root TTC activity.

臺灣豆類作物品種改良之成就與展望

葉　茂　生
國立中興大學農藝學系

摘　要

豆類爲人類糧食中最重要的植物性蛋白質和油料來源，而且是農業生產體系中最受注目的綠肥及輪作作物。臺灣光復後，政府大力發展農業，豆類遂成爲臺灣重要的經濟作物。光復至今，臺灣豆類作物改良計育成大豆 33 個、毛豆 3 個、花生 18 個、紅豆 5 個、綠豆 4 個及蠶豆 2 個品種，共計有 65 個命名推廣品種，大幅提高豆類生產力，且顯著改善產品品質。

1993 年「國家作物種原中心」正式啓用，開啓了臺灣作物種原保存的新紀元，但如今在我國將加入 GATT 之際，豆類雜糧的生產面臨最大挑戰，因此豆類之品種改良也必須配合新的農業政策，發展本土性、高品質且適合傳統豆類食品加工等之豆類品種，並致力綠肥及新興的藥用、能源、蔬菜用等豆類品種之開發改良工作。

關鍵詞：豆類、品種、育種、種原。

前　言

豆類爲僅次於禾穀類，爲人類重要的糧食作物，且爲最重要的植物性蛋白質和油料來源。豆類作物除供作糧食外，尙可作爲飼料、綠肥、牧草、染料、藥用、殺蟲劑、樹脂、樹膠、木材、纖維、覆蓋、觀賞及蜜源等多種用途，尤其是豆類作物根部共生之根瘤菌能固定空氣中的游離氮素，在農業的生產體系中，成爲最受注目的綠肥及輪作作物。

世界的豆類作物很多，但臺灣主要栽培埋有大豆、花生、紅豆、綠豆、菜豆(花豆)、蠶豆、豌豆、豇豆、觀音豆、樹豆等。其中菜豆、豌豆、觀音豆主要利用鮮莢而被視爲莢果類蔬菜。今僅就大豆、花生、紅豆、綠豆及花豆等五種重要豆類之品種改良成就與展望加以介紹。

臺灣豆類作物的種源保存

作物品種的改良提高了作物的產量及品質，但也由於作物育種的發展，對新品種要求遺傳均一性，使作物的遺傳性更易受至傷害及感染病蟲害，而且改良的品種快速地取代傳統未改良的地方種或栽培種，而促使遺傳資源加速滅絕。爲了擴大遺傳的變異性，先進國家紛紛成立作物種源庫，保存大量的植物遺傳資源，供應育種所需

的材料。臺灣有用植物、資源植物亦較貧乏，爲了改良品種由國外引進了很多種源，但缺乏國家級的種源庫，因此凡從事作物改良或栽培研究的機構均各自保存種子，直到民國82年8月10日「國家作物種源中心」正式啓用，開啓了臺灣作物種源保存的新紀元。然而啓用一年以來(1993年7月至1994年6月)，國家作物種源中心現保存的豆類材料僅長期庫大豆105種，中期庫大豆746種，花生190種(臺灣省農業試驗所，1994)。但臺灣各機構所保存者大豆有20,988種，花生1,838種，紅豆126種，綠豆5,713種，菜豆665種，豇豆1,586種，其他豆類(包括綠肥、飼料) 1,014種樣品(表1)。

Table 1. Number of stocks of leguminous crops by various institutions in Taiwan

Crop	Institution*										Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Soybean	458	156	34	13, 630	6, 300		126	282	2		20, 988
Peanut	15		5		1, 352	3	463				1, 838
Azuki bean	3	41						82			126
Mungbean	3			5, 707			3				5, 713
Common bean	5		10	450		45	55	100			665
Cow pea	65			1, 541	75	5					1, 686
Pea				207		40	549				796
Others	343	19		613						39	1, 014

*1: National Chung-Hsing University (NCHU)
2: National Pingtung Polytechnic Institute
3: national Chiayi Institute of Agriculture
4: Asian Vegetable Research and Development Center (AVRDC);
5: Taiwan Agricultural Research Institute
6: Taichung District Agricultural Improvement Station (Taichung DAIS);
7: Tainan DAIS
8: Kaohsiung DAIS
9: Hualien DAIS
10: Taiwan Animal Husbandry Research Institute.

大豆生產與品種改良

臺灣栽培大豆已有四百年之歷史，主要供作食用、傳統之大豆食品加工及綠肥之用。光復後由於經濟發展，大豆之需求量大增，遂成爲臺灣重要的經濟作物之一。

臺灣大豆之生產發展由光復至今約可分爲四個時期，從民國37年至49年爲大豆發展期，栽培面積由20,362公頃逐年增加至民國49年達最高之59,665公頃，總生產量由

12,439 公噸增加爲 52,653 公噸，12 年間面積增加 2.9 倍，產量提高 4.2 倍。第二個時期爲民國 50 年至 56 年間，此 8 年間栽培面積稍減，但產量乃持續增加，56 年總產量創最高峰之 75,266 公噸，每公頃之產量由905 公斤提高爲1,439 公斤，最主要原因是大豆品種的改良及栽培技術的改進。第三期是民國 56 年至 70 年，此時期栽培面積與產量均逐減，栽培面積從 56 年之 52,302 公頃，至 70 年降爲 10,293 公頃，生產量由 75,226 公噸，降至15,883 公噸，而每公頃之產量則維持在 1,400-1,700 公頃。第四個時期爲民國 71 年至今，是大豆衰退而毛豆興起的時期，72 年大豆祇剩 5,592 公頃，而毛豆也有 5,012 公頃的栽培面積，民國 80 年大豆栽培面積減爲 4,043 公頃，創歷年來最低，而毛豆增爲 10,959 公頃，爲歷年最高紀錄，故若將毛豆栽培面積併入，則大豆栽培面積約爲 15,000 公頃；而單位面積產量則打破每公頃 2,000 公斤 (圖 1)。顯然大豆之品種改良及生產栽培技術有驚人的進步。

臺灣大豆雖在民國初年栽培面積即有萬餘公頃，當時栽培的品種，據說由大陸福建、廣東引進，主要有青皮豆、烏豆、珠仔豆 (白豆) 等，種籽小、產量低，經濟價值不高 (鄭與陳，1990)。大豆品種的改良約開始於民國 41 年，在農村復興委員會 (今行政院農業委員會前身) 和臺灣省政府農林廳推動下，由臺灣大學、中興大學、農業試驗所、各區農業改良場及亞洲蔬菜研究發展中心等單位的積極參與。從引種馴化開始，接著進行地方品種純系選拔、放射線處理誘變選拔、雜交育種法等，進行大豆品種改良，並廣泛蒐集育種材料。先後引進馴化了 7 個推廣品種，由地方品種純系分離選拔了 2 個推廣品種及放射線照射誘變育成 2 個品種 (表 2)，利用人工雜交育成了 22 個優良品種命名推廣 (表 3)。大幅提高了大豆的生產力及改善品質。

Table 2. Soybean native varieties and those bred by acclimatization, pure line selection or induced mutation in Taiwan

Variety	Source	Year of registration	Institution*
Chingpitou	Native**		
Utou	Native**		
Chutzutou	Native**		
Sankoku	Japan	1956	Hualien DAIS
Jikoku	Japan	1957	Taichung & Kaohsiung DAIS
Palmetto	Japan	1957	Kaohsiung DAIS
Wakajima	Japan	1960	Kaohsiung DAIS
Acadiam	USA	1960	Kaohsiung DAIS
Dortchsoy	USA	1960	Kaohsiung DAIS
Tailientou	Mainland China	1965	Kaohsiung DAIS
Nungyuan 1	Taichung Chingpitou	1954	NCHU
Kaohsiung 1	Chutzutou	1959	Kaohsiung DAIS
Tainung 1 (R)	Sankoku treated with thermal neutron	1962	TARI
Tainung 2 (R)	Wakajima treated with X-ray	1962	TARI

*Refer to Table 1 for full name of institutions. **Originally from mainland China.

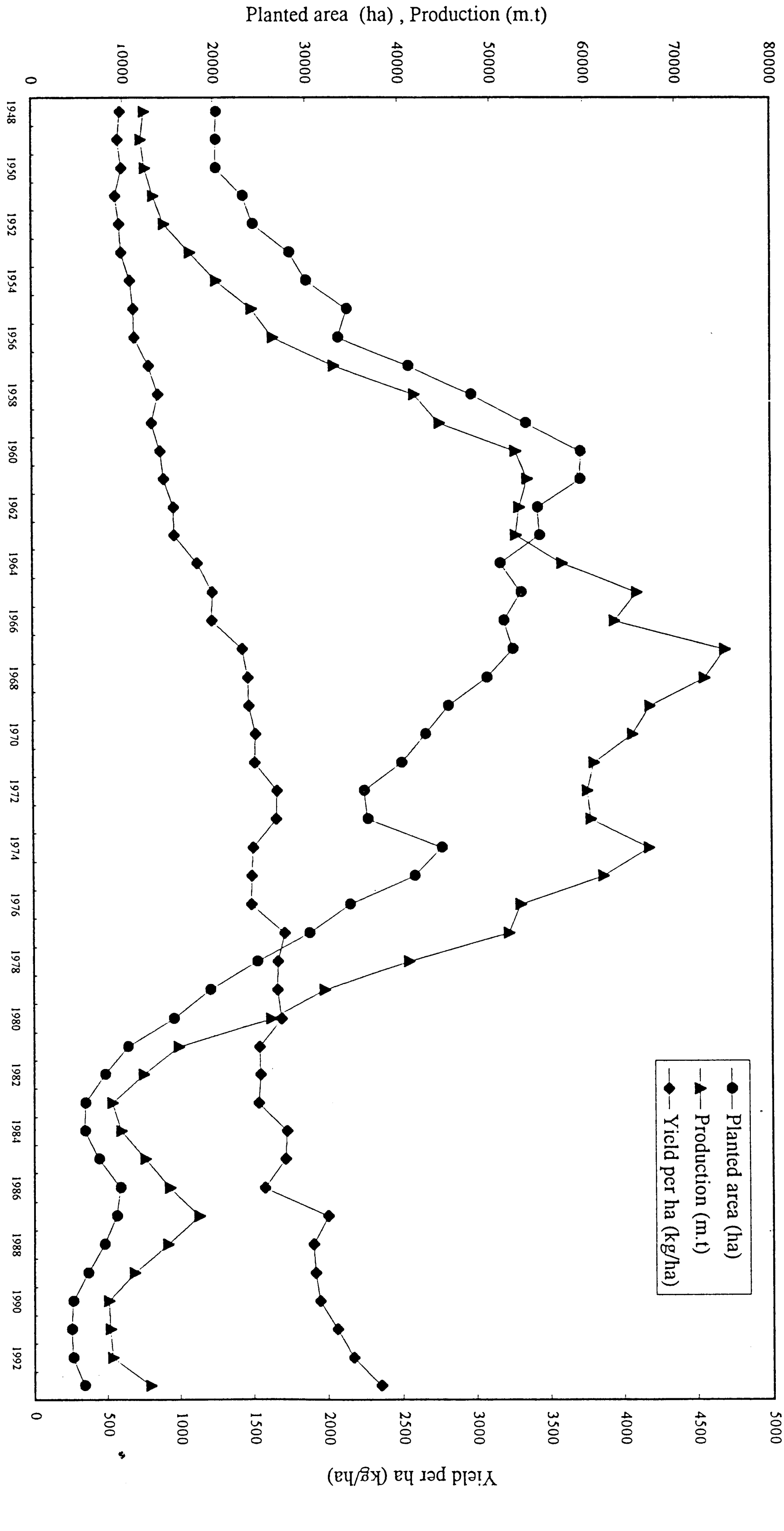

Fig1. Soybean production in Taiwan from 1948 through 1993.

Table 3. Soybean varieties developed through cross breeding in Taiwan

Variety	Parents	Year of registration	Institution*
Kaohsiung 2	Chutzatou × Acadiam	1959	Kaohsiung DAIS
Taita-Kaohsiung 1 to 7	Japan Chingpitou × Wakajima	1960	NTU & Kaohsiung DAIS
Chung-Hsing 1	Huangpaochu × Pingtung Chingpitou	1964	NCHU
Chung-Hsing 2	Huangpaochu × Pingtung Chingpitou	1964	NCHU
Chung-Hsing 3	Nungyuan 1 × Yonedaka	1967	NCHU
Tainung 3	Nungshih H-11 × PI 200492	1967	TARI
Tainung 4	H-11 × PI 200492	1970	TARI
Kaohsiung 3	PI 200492 × Jikkoku	1971	Kaohsiung DAIS
Hualien 1	E 32 × Wakajima	1979	NCHU & Hualien DAIS
Tainung 15	Shimodashiragu × Sankoku	1980	TARI
Kaohsiung 8	PI 200492 × Tata-Kaohsiung 5	1980	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung Sel. 9	66-D-20 (Bragg × PI 200492) × Jupiter	1982	AVRDC & Kaohsiung DA
Kaohsiung Sel. 10	Jukkoku × SRF400	1985	AVRDC & Kaohsiung DA
Tainan Sel. 1	Forrest × Jikkoku	1986	AVRDC & Tainan DAIS
Hualien 2	Forrest × Wakajima	1988	Hualien DAIS
Tainan 2	SRF400 × PI 181569	1993	Tainan DAIS

*Refer to Table 1 for full name of institutions; NTU: National Taiwan University.

臺灣早期毛豆栽培以十石最爲普遍，而剝取鮮種仁供應國內市場，民國 58- 59 年間先後引進日本「三河島」毛豆品種試種，試銷日本成功，開啓了臺灣毛豆產業，之後又引進了「鶴之子 (205)」、「群鶴」、「綠光」等品種，毛豆的栽培快速的發展 (林，1994)。直到民國 72 年高雄區農業改良場與亞蔬合作，在農委會與農林廳的補助下，進行毛豆品種改良的工作，於民國 75 年選育成國內第一個品種「高雄選一號」；又於 80 年育成了「高雄選二號」及「高雄選三號」(表 4)，目前這三個品種廣泛地栽培，栽培面積由民國 72 年之 5,012 公頃，至 82 年擴增爲 10,425 公頃，增加 2 倍，單位面積產量由 5,630 公斤/公頃，增爲 7,596 公斤/公頃，增加 1.3 倍，因此毛豆產業取代了臺灣的大豆產業，而且下蓬勃地發展。

大豆原是臺灣重要的產業之一，但是自國外廉價的大豆大量進口之後，國產大豆難與其競爭而衰微，如今又面臨政府加入關稅暨貿易總協定 (GATT)，在完全開放的衝擊下，豆類的生產更面臨更大的挑戰。面對著國外廉價大豆的進口，未來本省大豆之發展宜以高品質，適合傳統大豆食品之特性爲發展目標，更配合綠肥作物之推廣，育成適合綠肥用之大豆品種，而最具發展潛力者，應該是發展毛豆，建立毛豆生產體系。

Table 4. Vegetable soybean varieties developed through introduction or cross breeding in Taiwan

Variety	Parents	Year of registration	Institution*
Kaohsiung Sel. 1	Ookachishiloge	1986	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 2	Ryokukou × Kaohsiung 8	1991	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 3	Hanhung Daelip × Kaohsiung 8	1991	Kaohsiung DAIS

*Kaohsiung DAIS: Kaohsiung District Agricultural Improvement Station.

落花生生產與品種改良

臺灣花生的栽培歷史與大豆一樣均已四百餘年之久。花生爲重要之食用油料，且較耐旱、耐瘠、栽培面積日增而成爲臺灣重要之豆類。

臺灣花生的發展與大豆相似，從民國35年光復初期至今，可以分爲三個時期。從民國35年至47年爲發展期，花生的栽培由50,747公頃，逐年增加至47年達103,982公頃，創歷年之最高紀錄。12年間增加約2.1倍，總產量從37,379公噸增加爲96,423公噸，提高約2.6倍。第二期從民國48年至56年，花生栽培面積稍減，但乃保持至10,000公頃左右，但產量增加至民國56年達136,999公噸，爲歷年產量的最高峰。第三期自民國57年起因受自國外進口廉價食用油原料的影響，花生的栽培面積與產量逐年減少，至民國82年栽培面積祇有32,041公頃，創歷年之最低紀錄，產量76,462公噸。然而每公頃的產量由民國35年之736公斤，65年度破1,500公斤，80年突破2,000公斤，82年高達2,387公斤，48年間提高了3.2倍(圖2)，此成績已凌駕日本。

臺灣早期栽培的品種(在來種)大多爲引自大陸的Virginia型品種，如立枝仔、大冇、鴛鴦豆及少數之Spanish型品種，如老公仔豆、油豆等。光復前當時之農業試驗所(1923-1928)由引進的品種中選出直立型的爪哇3號、爪哇6號及匐匍型的爪哇大粒，開啓了臺灣花生品種改良的工作。民國31年當時之臺南縣農林總場(現之臺南區農業改良)自嘉南地區栽培之白油豆品種中，選育出臺南白1號、2號及5號等品種(表5)(黃，1989)。光復後臺灣省農業試驗所，臺南區農業改良場及高雄區農改場澎湖分場等致力於花生的品種改良工作，先後以引種及純系選種育成了9個品種(表8)，以雜交育種法育成了7個品種(表6)。育種的目標從光復初期的提高單位面積產量，進而重視重要經濟及農藝性狀的改良，其他如抗病、大粒品種的育種也獲得良好的成果。

紅豆生產品種改良

紅豆(*Vigna angularis* (Wild.) Ohwi & Ohashi)原產中國，栽培歷史已有二千年以上。其主要栽培於大陸、臺灣、日本及韓國等。紅豆何時傳入臺灣不得而知，但早期就有栽培，種植於山地、面積少、產量

低，直到民國 50 年以後，高屏地區水田秋裡作試作成功，日本市場需求大增，價格上場，栽培面積急速擴大，直至民國 59 年起，紅豆的生產才被列入「農業年報」中。

Table 5. Peanut native varieties and those bred by pure line selection in Taiwan

Variety	Source	Year of registration	Institution*
Yutoupitou	Native		
Laokungtzutou	Native		
Lichihtsai	Native		
Ta-p'a	Native		
Yuanyangtou	Native		
Tainan Paiyutou 1	Peikang Paiyutou	1942	Tainan DAIS
Tainan Paiyutou 2	Shanhua Paiyutou	1942	Tainan DAIS
Tainan Paiyutou 5	Tungshih Paiyutou	1942	Tainan DAIS
Chingtao	Chingtou peanut	1956	TARI
Tainung 1	Hwayuan peanut	1956	TARI
Penghu 1	Yuanyangtou	1962	Kaohsiung DAI
Penghu 2	Yuanyangtou	1961	Kaohsiung DAI
Tainung 2	Kinmen peanut	1963	TARI
Tainan 3	Imp. Spanich	1963	TARI
Spanish White	Spanish white	1963	TARI
Tainan Sel. 9	Giay local var.	1963	Tainan DAIS

*Refer to Table 1 for full name of institutions.

Table 6. Peanut varieties developed through cross breeding in Taiwan

Variety	Parents	Year of registration	Institution*
Tainan 6	Peikang Paiyutou × Tainan Paiyutou 1	1959	Tainan DAIS
Tainan 7	Java 12 × Tainan Paiyutou 1	1959	Tainan DAIS
Tainung 4	Spanish White × Kinorales	1971	TARI
Tainan 10	Tainan 6 × Florispan Runner	1976	Tainan DAIS
Tainung 5	Spanish White × Nungyu CJ-444	1982	TARI
Tainan 11	[Tainan 10 × 75(1)-4-1 (Tainan 6 × PI 314817)F] × Tainan Sel. 9	1986	Tainan DAIS
Tainan 12	NS 128 (Tainan Sel. 9 × Florigiant) × 75(2)-3-21 [74(1)01 (F)(Tainan Sel. 9 × PI 314817) × Tainan Sel. 9]	1993	Tainan DAIS

*Refer to Table 1 for full name of institutions.

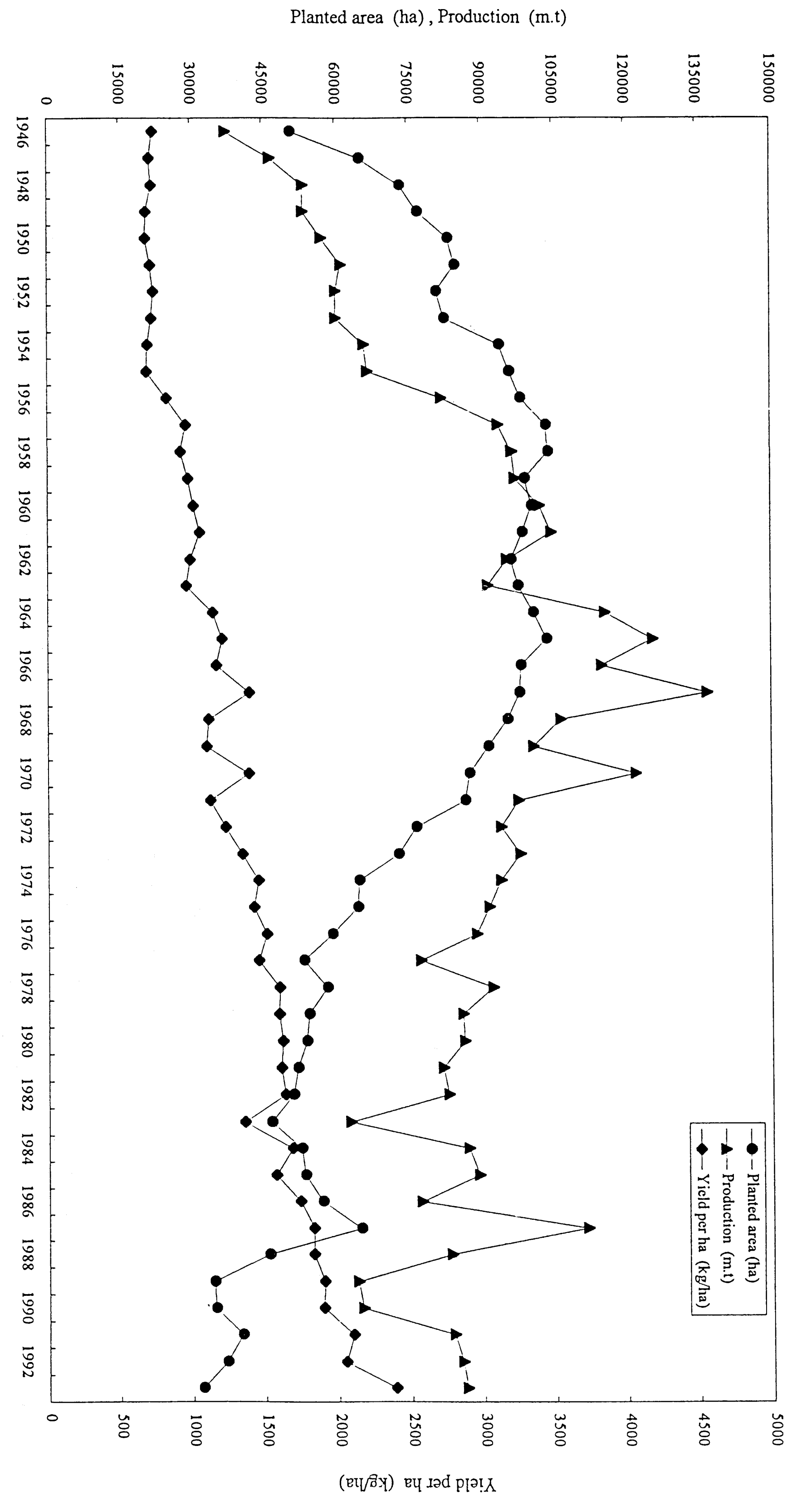

Fig2. Peanut production in Taiwan from 1946 through 1993

民國59年全省栽培面積爲1,986公頃，總產量僅2,749公噸，至民國62年栽培面積擴增爲6,878公頃，產量達12,366公噸，民國63年雖下降，但又逐年提昇，民國67年栽培面積高達19,692公頃，產量達37,506公噸，爲歷年來之最高峰，之後就逐年下降，民國82年栽培面積祇有5,158公頃，產量僅8,719公噸(圖3)。因紅豆主要外銷日本，國際市場價格不穩定，致使本省的紅豆栽培面積也不穩定。

本省過去栽培的紅豆品種有屏東在來種、劍先、西京、原德及棕雅灣等品種。臺灣紅豆品種改良工作始於民國56年，早期以引種馴化爲主，高雄區農業改良場民國58年開始進行純系選種及雜交育種工作，民國63年選育「高雄選1號」，72年雜交育成「高雄2號」、72年育成「高雄3號」(表7)。而由於新品種的育成，紅豆的每公頃產量由民國59年的1,384公斤，到70年度1,800公斤以上，更奠定了臺灣紅豆產業的基石。

Table 7. Azuki native bean varieties and those developed through cross breeding in Taiwan

Variety	Parents	Year of registration	Institution*
Pingtung Tsailai	Native**		
Kaohsiung Sel. 1	Wasedailu	1974	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 2	Kenkoh × Pingtung Tsailai	1980	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 3	Dainogen × Takahashiwase	1983	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 5	Pingtung Tsailai × Kaohsiung Sel. 1	1988	Kaohsiung DAIS
Kaohsiung 6	Kotopuki Azuki × KS 542	1993	Kaohsiung DAIS

* Kaohsiung KAIS: Kaohsiung District Agricultural Improvement Station.

**Originally from mainland China.

綠豆生產與品種改良

綠豆(*Vigna radiata* (L.) Wilozek)原產亞洲之南部之印度及其鄰近地區，我國自古即有栽培，臺灣在日據時代之前，就由先民由大陸引進栽培。但至日據時代面積不多，併在其他中，自民國61年起始分別統計其生產情形。

民國61年全省綠豆栽培面積爲3,453公頃，總生產爲1,321公噸，至民國69年達5,547公頃，產量爲3,816公噸，爲歷年最高紀錄。民國70年後逐年下降，至80年降爲218公頃，總產量祇有227公噸，創歷年來之最低(圖4)。

臺灣栽培之在來種有黃綠、油綠及粉(菜)綠等，其中粉(菜)綠爲日據時代之前即有的品種產量較高，栽培最黃，可能由大陸引進；而黃綠、粉綠爲日據日代引入，產量較低，栽培較少。至民國47年臺南區農業改良場才從臺北縣及嘉義朴子之在來種中，利用純系選種方法，分別選出臺南1號及臺南2號二新品種。民國70年該場又從亞蔬中心揚供的新品系中選出「臺南選3號」，產量比臺南選1號提高40%，但仍易感白粉病，

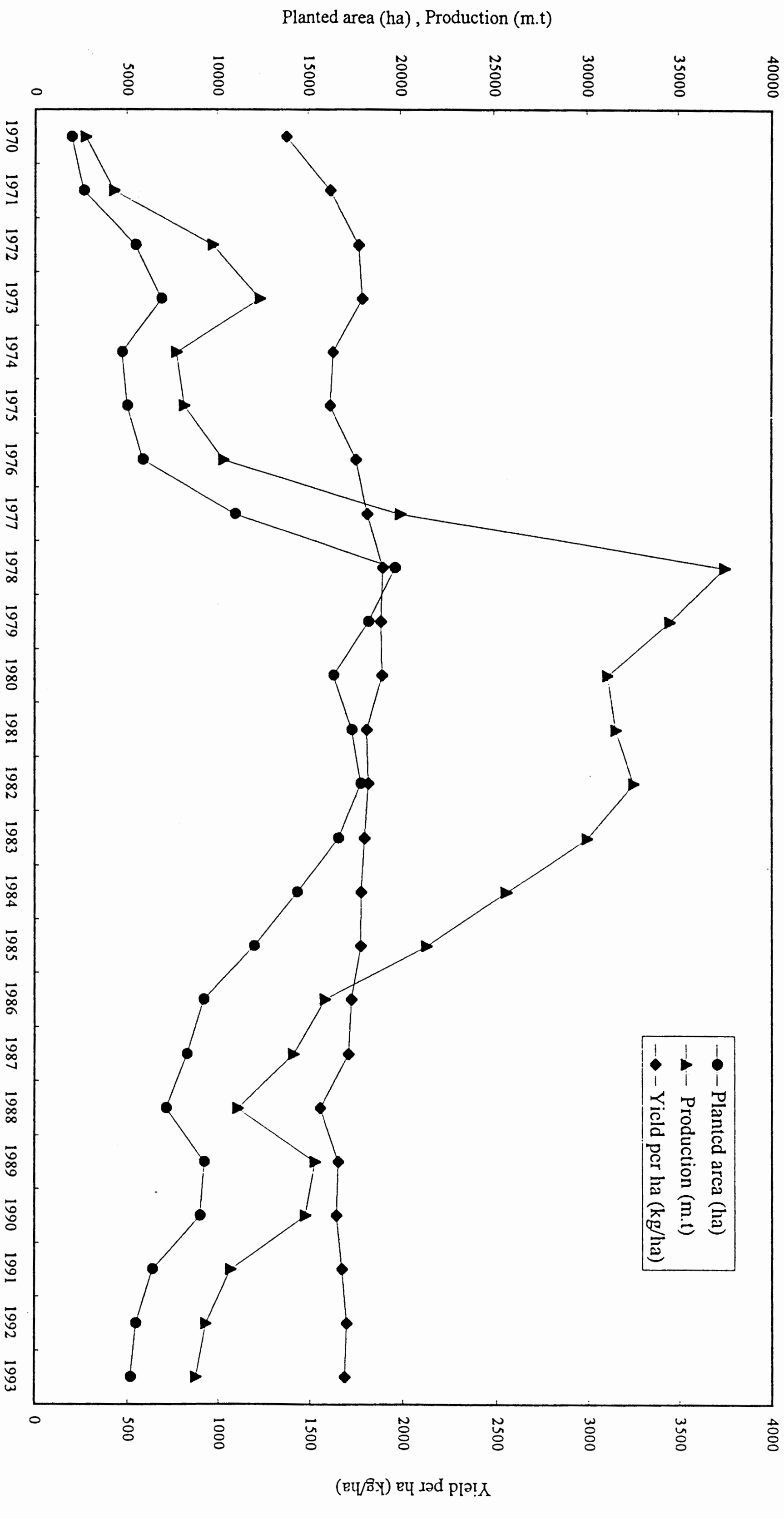

Fig3. Azuki bean production in Taiwan from 1970 through 1993.

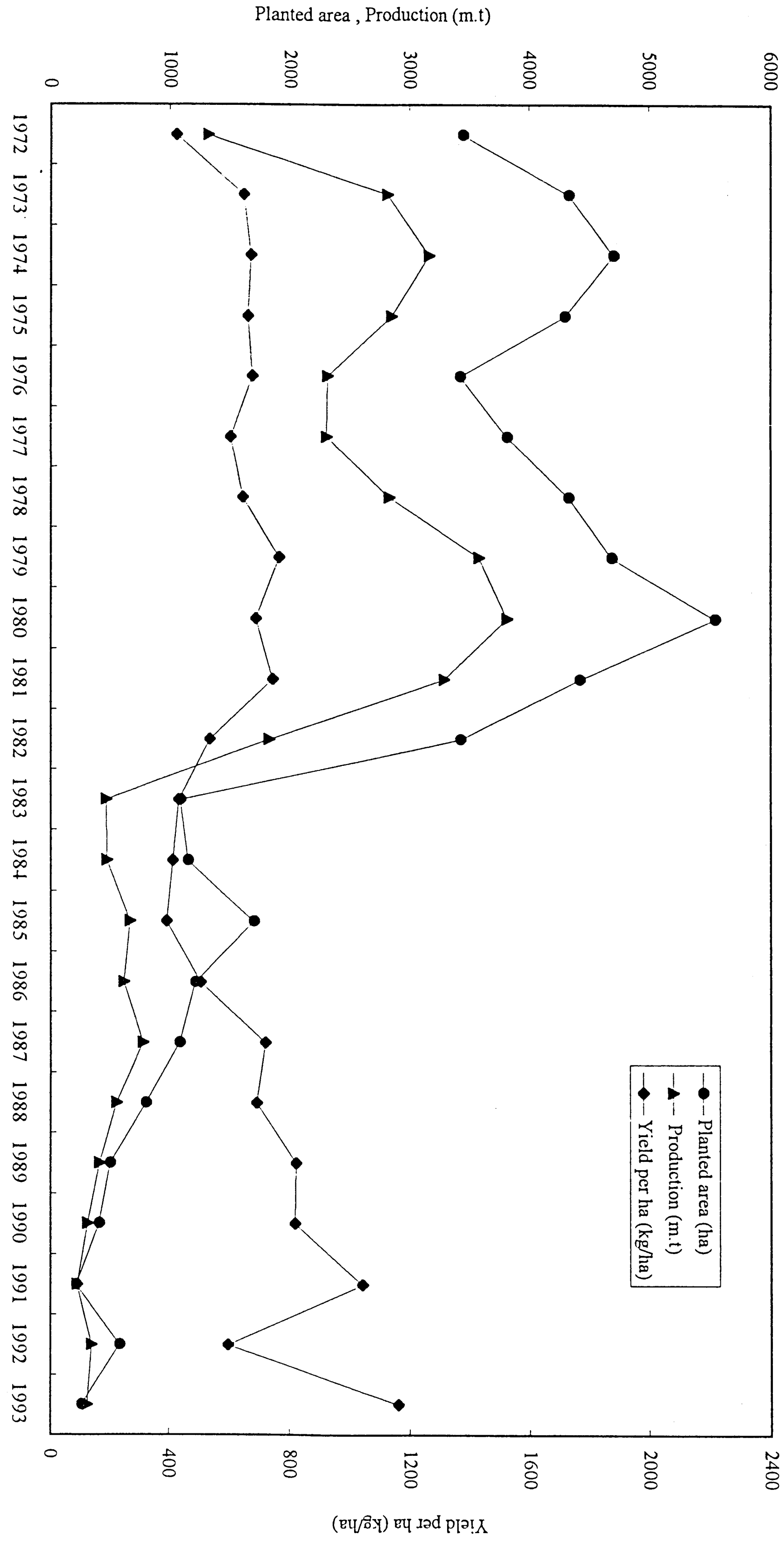

Fig4. Mungbean production of Taiwan from 1972 through 1993.

且屬油綠種，推廣面積仍有限。民國81年復由亞蔬提供的新品系中選出臺南5號(表8)。臺灣綠豆之每公頃產量由61年之422公斤，提昇至82年爲1,161公斤，增加約2.8倍之多。而對提高綠豆品種的產量、抗病性及成熟的一致性均有成就。

Table 8. Mungbean native varieties and those developed through cross breeding in Taiwan

Variety	Parents	Year of registration	Institution*
Tsailai Huanglu	Native**		
Tsailai Yulu	Native**		
Tsailai Fenlu	Native**		
Tainan Sel. 1	Taipei native mungbean	1959	Tainan DAIS
Tainan Sel. 2	Putzu native mungbean	1959	Tainan DAIS
Tainan Sel. 3	CES1D×PHLV-18	1983	AVRDC & Tainan DAIS
Tainan 5	VC2750A×VC276A	1992	AVRDC & Tainan DAIS

*Refer to Table 1 for full name of institutions. **Originally from mainly China.

花豆生產與品種改良

花豆其實就是菜豆(*Phaseolus vulgaris* L.)的一類型，可能因本省早期栽培種實用的菜豆品種，其種皮具有斑紋，而名之爲花豆。種實用菜豆在世界各地廣泛栽培，1993年全世界栽培面積達24,002千公頃；產量達16,163千公噸，其栽培面積僅次於大豆，居第二位。本省栽培之花豆，概屬矮生型、採收種實，供作製罐、製餡、豆沙食用等，因此，稱之爲種實用矮生菜豆(bush bean)應更爲合理。

花豆在臺灣很早就栽培，但無資料，其早期均被歸在其他豆類之中，直至民國53年起才開始分別統計其生產情形。民國53年花豆全省栽培面積爲3,581公頃，總產量爲4,476公噸，民國65年擴大爲5,927公頃，產量達9,227公噸，爲歷年之最高紀錄。之後逐年下降至82年僅栽培176公頃，產量僅313公噸(圖5)。

臺灣花豆之栽商雖然相當普遍，而栽培者爲早期之在來種；本地紅及本地白兩品種。近年來高雄區農業改良場、嘉義農專及臺南區農業改良場增引種及品種比較試驗但迄今沒有育成一個品種命名推廣。而對種實用矮生菜之栽培技術、生理、生態、生育等方面的研究則相當少，實有待努力加強研究及品種改良。

其他豆類

除了以上五種重要豆類外，台灣還有蠶豆、豌豆、豇豆、菜豆、觀音豆、樹豆、翼豆、刀豆、肉豆、豆薯等豆類蔬菜，及綠肥用之羽扇豆、田菁、太陽麻、埃及三葉草、苕子等豆類作物之栽培，其中蠶豆育成的品

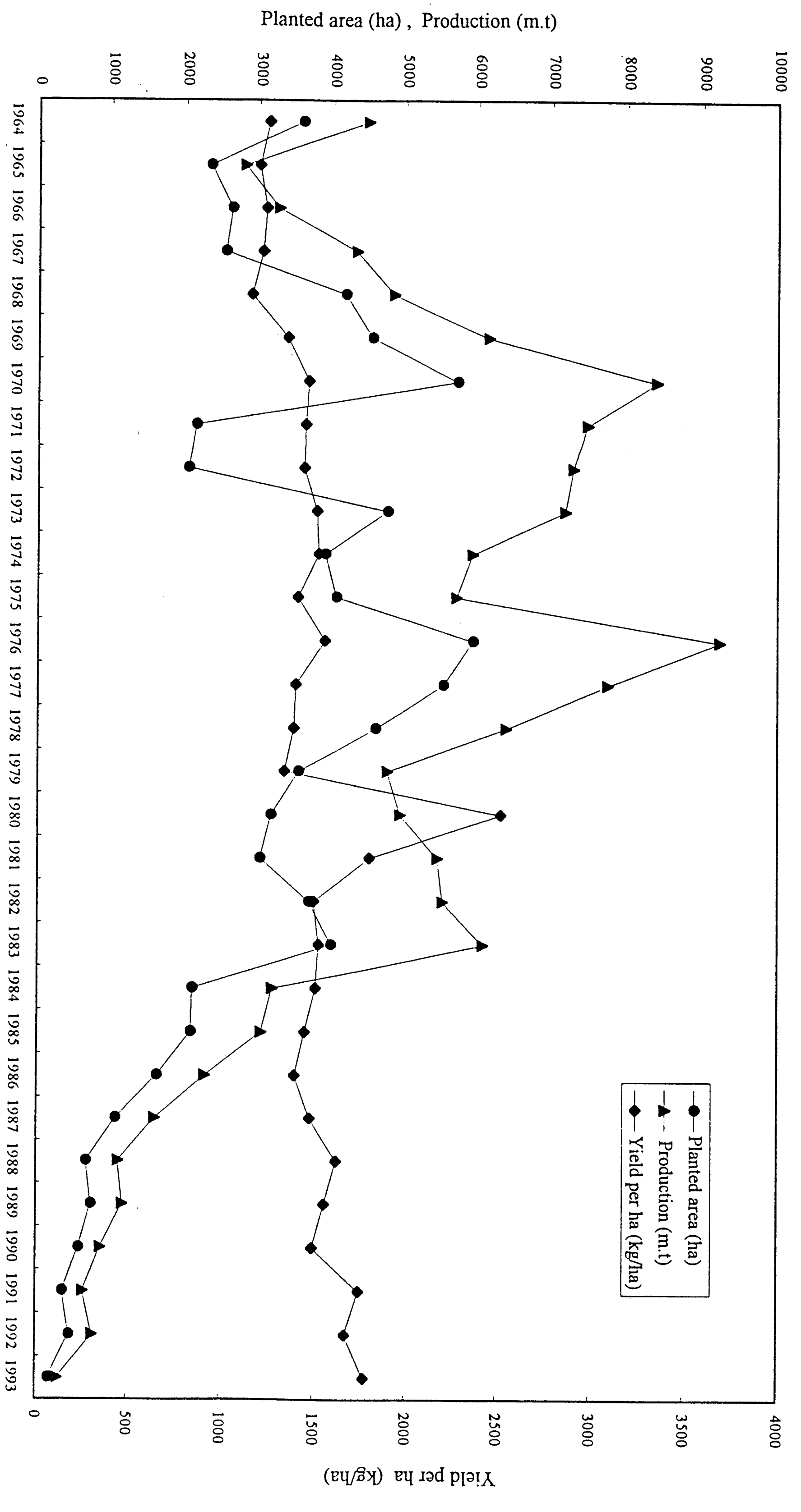

Fig5. Bush bean production of Taiwan from 1964 through 1993

種有新竹2號與新竹6號。而其他豆類主要當蔬菜、綠肥利用、故省略之。

豆類品種改良之展望

豆類原本是台灣重要的產業之一，但是自國外廉價的豆類大量進口之後，國產豆類難與其競爭而衰微，如今又面臨政府將加入關稅暨貿易總協定(GATT)，在完全開放的衝擊下，豆類的生產更面臨更大的挑戰。行政院農業委員會爲迎接廿一世紀挑戰，制定了農業政策白皮書，農業重點產業擇定種苗等十項。因此過去一些明星產業，因主客觀環境變化，將日趨萎縮或限制發展，其中稻米和雜糧將面臨減產。因此豆類雜糧的生產及品種改良等也必須配合新的農業政策，加以調適。

在大豆方面，未來本省大豆之發展宜以高品質、適合傳統大豆食品之特性爲發展目標，開發地區性、本土性之黑豆改良；配合綠肥作物之推廣，育成適合綠肥用之大豆品種。而最具發展潛力，應該是發展毛豆產業，育成毛豆新品種，開發毛豆的新興加工產品及建立毛豆之栽培生產體系。

花生之發展應以適合本省傳統花生食品之加工利用，尤其是全季性大粒種花生之品種改良，育成適合帶莢煮食或炒食用大粒花生品種，針對大粒種花生籽粒之飽滿度、油分含量、香味等品質加以改良。此外一粒多莢適合食用加工之品種，高蛋白質、高油分，脂肪酸和胺基酸組成佳之品種，以適合消費者多樣化之需求，爲花生育種之目標。

紅豆爲目前我國外銷豆類種實中最重要者，爲配合市場的需求，改進紅豆品質、育成種粒大、硬粒少、種皮薄、鮮紅之品種爲育種之首要目標。爲了配合省工栽培及機械收穫，育成著莢高、抗倒伏、成熟期落葉及豐產、耐病及適應廣之品種，以提高單位面積產量，並擴大栽培區域。

以上是就產業的立場闡述豆類的品種改良展望。但以永續性農業的經營立場，實行禾本科與豆科作物輪作，或栽植豆科綠肥作物，豆科綠肥作成爲永續性農業上不可或缺的一環。加入關貿總協後勢必要減少稻米及雜糧之生產，因而育成適合本省栽培的豆科綠肥品種，農委會將鼓勵休耕水田仍維持水田狀態，種植耐水的綠肥，因此育成耐水性的豆科綠肥，也是未來的一大挑戰。

爲了配合開發新興作物，適地適種推廣保健或藥用植物，豆科中也有許多值得注意的(NAS, 1979)，如被視爲能源植物的根莖類作物中，豆科的豆薯、葛藤、翼豆等，當爲藥用之毒魚藤、通天草、黃耆、決明、望江南等。當爲蔬菜用之豆類，如豇豆、菜豆、綠豆、皇帝豆、豌豆等品種之改良均值得發展。

最後更須重視種源的收集與保存，加強引進保存種源，利用種源育成新的品種、開發新興豆類等作物是我們努力的最大目標。

引用文獻

1. 杜金池、范明仁。1992。國家作物種源系統之組織及營運目標。臺灣省農業試驗所特刊第39號。台中。
2. 林富雄。1994。毛豆專輯。臺灣省高雄區農業改良場編印。屏東。
3. 黃明得。1989。臺灣落花生之生產研究概況及趨勢。科學農業37(9,10)：227- 236。
4. 葉茂生。1993。臺灣豆類作物種源之保存與利用。海峽兩岸作物種源研究與利用研討會報告(印刷中)。北京。
5. 葉茂生、鄭隨和。1991。臺灣豆類植物資源彩色圖鑑。行政院農委會。

6. 鄭隨和、陳庚鳳。1990。臺灣大豆生產與研究概況。科學農業38(5,6)：121- 132。
7. 蔡文福。1988。紅豆、綠豆、花豆及蠶豆之生產研究。科學農業36(7,8)：173-179。
8. 臺灣省政府農林廳。1946-1994。臺灣農業年報。臺灣省政府農林廳，南投。
9. 臺灣省政府農林廳與中國農村復興聯會委員會(編)。1963。臺灣雜糧作物品種圖說，第48-138頁。
10. 臺灣省政府農林廳，行政院農業發展委員會(編)。1980。臺灣雜糧作物品種圖說續版。第96-170頁。
11. 臺灣省政農業試驗所。1994。民國八十三年度農作物種子與種苗國際交換年報。第67-69頁。農試所。台中。
12. FAO. 1994. FAO Production Yearbook. pp. 99～100. Rome, Italy.
13. NAS (National Academy of Science). 1979. Tropical legumes: Resources for the future. 332p. Washington, D.C.

Achievement and Perspectives of Leguminous Crops Breeding in Taiwan

Mau-Shing Yeh

Department of Agronomy, National Chung-Hsing University,
Taichung, Taiwan, ROC.

Legume is the most important source of vegetative proteins and oils in human foods and is also the most noticable green manure crop and rotation crop for agriculture production systems. After regaining Taiwan in 1945, the goverment has been continually developing the country's agriculfure. As a result, legumes have gradually become important economic crops in Taiwan.

During the past decades, 33 varieties of soybeans, 3 varieties of vegetable soybeans, and 18 varieties of peanuts have been bred in Taiwan. In adddition, 5 varieties of adzuki beans, 4 varieties of mungbeans, and 2 varieties of broad beans have been released during the same period for economic production. There hav been a total of 65 named extension varieties which has resulted in increased poduction and remarkable improvment in quality.

In 1993, the National Plant Genetic Resources Center was established which inaugurated an new era of the plant resources conservation in Taiwan. As Taiwan is expecting to join GATT in the near future, the production of legumes and other dryland food crops will be facing severe challenge from the imported agricultural products. For this reason, the varietal improvement of legumes must change to accommodate the situation. There must also be the development of native legume varieties with hight quality and suitbale for traditional foods. In addition, hard green manure crops, new medicinal crops, energy and vegetable crops legume varieties must be developed and improved.

Key words：Legumes, Variety, Breeding, Germplasm.

臺灣豆類作物栽培技術之改進

蔡 承 良
臺灣省臺南區農業改良場

前 言

豆類作物爲主要植物性油和蛋白質來源，且在永續農業 (sustainable agriculture) 的耕作體系中扮演重要的角色，因此其重要性並不亞於水稻、玉米、高粱等禾本科作物。臺灣種植豆類雜糧作物的歷史甚早，種類繁多，面積較多者有落花生、大豆、紅豆、綠豆、花豆、毛豆等。根據臺灣農業年報資料，上述豆類雜糧作物的最高種植面積及年代落花生爲 103,982 公頃 (1958 年) 、大豆 59,6 65 公頃 (1960 年) 、紅豆 19,692 公頃 (1978 年) 、綠豆 5,547 公頃 (1980 年) 、花豆 5,927公頃(1976年)、毛豆10,959公頃 (1991年) 。由於農業生產結構的變遷，目前臺灣豆類雜糧作物的種植面積劇降，近五年 (1989-1993) 的平均種植面積落花生爲 35,662 公頃，紅豆爲 7,034 公頃，大豆爲 4,735 公頃，花豆及綠豆則均低於 500 公頃，毛豆爲新興蔬菜用豆類作物，鮮莢果主要供冷凍外銷日本市場，種植面積及生產量與外銷市場的開拓有密切關係，1983 年種植面積約有 5,000 公頃，1987 年至今每年種植面積穩定維持在 10,000 公頃左右。

落花生等豆類雜糧作物單位面積產量在近年來有非常顯著的增加，單位面積產量提高的原因很多，包括育成具有高產潛力的品種及配合適當的栽培技術。作物栽培技術係指自整地播種至成熟收穫期間所實施的一切生產作業，運用適當的栽培技術進行經營管理，可提高作物的產量、品質及收益。影響栽培技術改變的因素有品種、種植時期、水力資源及灌溉設施、輪作制度、肥料及農藥等農業化學產品的開發、新型農業機械的開發、農村勞力與市場需求等。本文僅將本省有關豆類雜糧作物栽培技術的變遷，做概括性的敘述，難免有疏漏之處，尙祈農業先進不吝指教。

整地播種

整地是栽植作物的首要作業，其主要目的是將前作物的殘留物、雜草、所施的堆肥或化學肥料打碎埋入土中，其次藉由整地可將土壤結構變成疏鬆，方便作物的播種，提供發芽及植株生長發育良好的環境。由於農業機械的開發，目前豆類雜糧作物的整地作業已完全機械化，取代過去依賴人工或畜力的方式。然而精細的整地會增加雨水逕流、沖蝕土壤、增加表土流失等，因此配合利用殺草劑控制雜草，近年來在臺灣亦進行不整地或有限耕犁的栽培方式試驗。陳與連 (1994) 以大豆、紅豆在水稻後作不整地或低整地撒播栽培，配合適當的水分管理，產量雖較整地條播低但差異不顯著，目前積極推

廣機械收穫，不整地栽培的土壤硬度較高，有利操作收穫機械，減少收穫損失。劉等（1994）以落花生的試驗結果顯示，完全整地（full tillage）、低整地（minimum tillage）及不整地（no tillage）的地上部植株生長沒有顯著差異，莢果產量則完全整地較低整地、不整地有顯著的增加，此乃因爲落花生果莢在地下生長發育，未整地之土壤不利於子房柄侵入及莢果的生長發育。

播種時期

臺灣的氣候週年均可種植豆類雜糧作物，但稻米爲人民的主要糧食，因此大部份豆類雜糧作物的栽培均以不影響稻米生產爲原則。在雙期作水稻的生產地區，豆類雜糧作物的生產係在第二期作水稻收穫後進行播種，因此高屏地區的大豆、紅豆及毛豆大部份於秋裡作生產。北部地區因爲第二期水稻收穫後的氣溫偏低，不適合豆類雜糧作物的生長，因此主要生產時期爲春作(2-3 月間播種)及秋作（7-8 月間播種)，嘉南地區的耕作模式較複雜，有雙期作田、單期作田、輪作田等，因此配合不同的耕作制度豆類雜糧作物的生產時期有春作、夏作及秋裡作等。

近年由於社會經濟結構改變，人民的消費型態導致稻米生產過剩，因此政府自1983年開始實施稻田轉作政策，鼓勵農民種植玉米、高粱、果樹等作物。配合稻田轉作政策，高屏地區雙期作水稻田減少，且多數轉作檳榔、蓮霧等長期作物，因此以往利用裡作栽種大豆、紅豆、毛豆的面積大幅度降低，爲供應市場需求，大豆、紅豆及毛豆的種植快速移轉到雲嘉南地區。雲嘉南地區秋作栽培的雜糧作物主要是玉米及落花生，大豆、綠豆栽培則集中於春作（2 月間播種）及夏作（6-7 月間播種)，夏作大豆及綠豆的產量甚不穩定，主要係生育期間容易遭受颱風及豪雨侵襲，毛豆因生育期短，容易配合不同的耕作制度進行週年生產。落花生傳統的適當播種時期春作爲 2 月中、下旬，秋作爲 8 月中旬至 9 月中旬，但近年來春、秋作播種時期均有提早的趨勢，春作落花生甚至提前至1月間播種，主要原因是農友希望能在梅雨來臨前可以成熟收穫，秋作落花生提前至 7 月上旬播種，且多選擇排水良好的砂壤土實施作畦栽培，雖然生育初期受到颱風豪雨侵襲的可能性增加，產量會受到影響，但因爲 10 月上旬即可收穫新鮮莢果進行水煮加工販賣，頗受市場歡迎。紅豆爲嘉南地區新興豆類雜糧作物，由於目前推廣品種在春作栽培有徒長不易結莢的情形，主要於秋裡作栽培，最適當播種時期爲 9 月中、下旬。

栽培密度

作物的產量、品質與栽培密度的關係密切，最適當的栽培密度受到品種、種植時期、栽培地區、耕作方式等因素的影響。臺灣地區栽種的豆類作物的株型，除大豆外鮮有變化，早期利用百美豆 (高生型) 、臺大高雄 5 號 (中生型) 及十石 (矮生型) 三品種進行大豆株型對行株距之反應，試驗結果三種株型不同的品種一般以每穴 200-400 cm^2 左右的生產空間產量較高 (湯與蔡，1966) ，高生型最適當的行株距以 40×20 或 40×10 cm 爲宜，矮生型以 20×10 或 40×5 cm 較理想，中生型則以 40×10 cm 較佳。另外，葉型與成熟期亦爲決定最適栽培密度的因素之一，連等 (1986) 利用高雄 8 號、GC40359-1-55 及 KS 891 分別代表中熟闊葉型、狹葉型及早熟闊葉型，進行不同葉型與栽培密度的關係研究。研究結果顯示中熟闊葉型品種的栽培密度，春作爲每平方公尺 40 株，夏作因整

個生育期為高溫及多濕，闊葉品種對栽培密度的反應遲鈍，換句話說，每平方公尺為20或40株的籽實差異不顯著，狹葉品種每平方公尺以40-44株最佳。

落花生推廣栽培品種的株型幾乎沒有變化，臺南選9號(1966年育成)、臺南10號(1976年育成)、臺南11號(1986年育成)及臺南12號(1993年育成)均為西班牙型(Spanish type)，株型直立，因此栽培密度的變化不大，一般最適栽培密度為25-30萬株/公頃。早期落花生以平畦栽培，行距約為30-35 cm，株距為10 cm。近年來推廣作畦栽培，栽培密度略有變化。徐與蔡(1981)的試驗結果，畦寬100 cm，種植4行的乾莢果產量較高，3行及2行的產量差異不顯著。楊等(1986)的試驗結果，臺南選9號作畦栽培以畦寬90 cm種植2行，株距6- 7.5 cm之產量最佳；臺南11號則以畦寬100 cm，株距12 cm的產量較佳。目前農民種植方式採機械整地、作畦及播種，一般的作畦栽培畦寬為90-96 cm，種植2行，株距6-8 cm。

病蟲害防治與雜草防除

豆類作物的生育過程受到許多病原菌及昆蟲的侵襲，如果不適時的防治，產量與品質會受到嚴重的影響。豆類雜糧作物的主要病害有銹病、葉斑病、白絹病、紫斑病、白粉病等；主要蟲害則有薊馬類、甜菜葉蛾、潛蠅、蚜蟲、夜盜蟲等。目前推廣栽培品種對上述病蟲害的抗性雖較早期品種強，但仍沒有任何推廣品種具有免疫的特性。由於農藥化學的快速發展，豆類作物大部份病蟲害可實施藥劑防治，由於藥劑防治的工資昂貴，顏與張（1992）將防治落花生銹病與葉盜蟲的藥劑混合後立即使用，可有效的同時防治銹病與葉盜蟲，此種方式可減少2-3次防治工資，降低生產成本。

雜草與作物競爭水分、陽光、養分，且為病蟲害的寄主，因此雜草的控制與作物產量及品質有密切的關係。目前豆類雜糧作物多為機械整地播種，在整地過程中，雜草會被埋入土中，但仍有雜草種子會發芽生長。在殺草劑尚未普遍使用前，雜草防除均依賴人力或利用小型中耕機具。目前殺草劑已經普遍使用以防除雜草，殺草劑的種類可略分為雜草萌前使用及萌後使用，目前推荐於落花生及大豆田雜草的殺草劑及施用方法可參閱臺灣省政府農林廳編印的「植物保護手冊」。

氮肥管理

根瘤菌（*Bradyrhizobium Jeponicum* or *Rhizobium fredii*）可進入豆科作物根部形成根瘤，與寄主作物共生，並可固定空氣中的氮素，供應豆科作物生長發育之用。在一般情形下，豆類雜糧作物每期作每公頃約可固氮80-130 kg，因此豆類作物的氮肥施肥量遠低於禾本科作物。本省豆類作物中，進行氮肥需要量的試驗研究以大豆居多，臺灣早期大豆之栽培非常粗放，施肥不受重視，直至1950年代以後才有施肥量的推荐，每公頃氮素之需要量春作約20 kg，夏作0-20 kg，秋作30-40 kg，其中半量當基肥，另一半在播種出土後15-20天作為追肥施用。

雖然在一般之土壤栽培大豆的氮肥用量約20-40 kg/ha，部份試驗結果顯示施用微生物肥料（根瘤菌粉衣）或接種根瘤菌可增加大豆產量3.9-98.3a%（王與吳，1990）。接種根瘤菌的效果與品種本身的產量潛力有密切的關係，接種可提高豐產品種如高雄8號、臺農4號及中興1號的產量，在低產品種十石及大連豆則無增產效果，主要原因決定於

接種是否能促進根部的活性(林與高，1984)。

另外進行氮肥需要量試驗研究較多的豆類作物爲毛豆。毛豆生育特性與大豆相似，僅收穫時期較大豆提前，因此理論上毛豆的氮肥施用量應與大豆相似。早期毛豆的產銷方式是將整株收割稱重計價，導致農民使用大量的氮素肥料，據調查高屏地區毛豆生產鄉鎮 10 位農友的平均氮肥施用量每公頃 224 kg (鄭，1990) ，爲大豆氮肥施用量的 6-10 倍。目前的產銷方式係毛豆商僱工就地採收合格莢稱重計價，因此氮肥施用量應大幅降低，根據亞洲蔬菜研究發展中心的試驗結果(鄒等，1990)，毛豆氮肥施用量爲 40-120 kg/ha，高雄區農業改良場的試驗結果(鄭，1985)則顯示毛豆氮肥的適當用量爲 60 kg/ha；毛豆因生長期短，氮肥需在早期施用，在春作以 50% 爲基肥，50% 於播種後 15-20 天當追肥，秋作則以 70% 爲基肥，30% 爲追肥。

落花生雖爲臺灣地區種植面積最多的豆類作物，但氮肥需要量始終維持在0-20 kg/ha。臺南區農業改良場針對新育成品種(系)進行氮肥需要量的試驗結果，顯示多施氮肥對乾莢果產量沒有顯著影響(蔡等，1994)，然而目前雲林地區落花生高產地區農民普遍增加氮肥用量，且於結莢初期進行追肥，因此，落花生的營養需求需要進一步的詳細探討。

收穫方式

收穫是種植作物最重要的管理項目，收穫作業適當與否，直接影響到經營者的收益，早期農村勞力充足，工資低廉，豆類雜糧作物均以人工或配合畜力進行收穫；目前農村勞力不足且老化，不僅工資高漲且僱工不易，導致收穫費用大幅增加，降低種植豆類雜糧作物的收益。

大豆、紅豆、綠豆等作物的收穫物均於地上部，收穫較容易，但爲降低生產成本仍需利用機械進行收穫作業。高雄區農業改良場研發成功豆類聯合收穫機與自日本進口的機械(久保田 DC1)均可適用於大豆、紅豆、綠豆等作物，但綠豆果莢成熟不一致，徒增機械收穫的困難，目前育成推廣的綠豆品種一次成熟率達85% 以上(翁與賴，1992)，可減少機械收穫時的損失。此外，綠豆成熟收穫時，莖葉尚保持青綠，因此在脫粒過程，莖葉的汁液會破壞種子的外觀，降低綠豆商品價值，因此在成熟機械採收前一週以 40% 氯酸鈉稀釋 200 倍或稀釋 5 倍硫銨噴施，促使葉片乾燥脫落(賴，1988)。毛豆爲鮮莢收穫，且需確保品質，機械收穫困難度較高，臺灣自行研發的收穫機械仍在測試階段，尚未推廣給農民使用，目前毛豆主要收穫機械例如 Coopmes-SF$_3$ 、FMC-1647 及 FMC-7100 型均爲國外引進，試用結果良好，可有效降低毛豆收穫費用，增加市場競爭力。

落花生因爲莢果於地下成長，收穫較大豆、紅豆、綠豆等作物困難，因此臺灣豆類雜糧作物收穫機械的研發工作以落花生最早。1966 年研製成功脫莢機，收穫效率略爲提高；1970 年農復會自美國引進二段式收穫機，雖然試收效果不錯，但機體龐大，不適合小田區使用，因此，爾後落花生收穫機械的研發朝小型化及聯合收穫機的方向發展。經過 20 餘年的試驗研究，開發山易牌 1200 型、康郎牌南改型履帶式、康郎牌農試型、雲農號等落花生聯合收穫機，其中山易牌 1200 型經測試的結果尚佳，但推廣之後不受農友歡迎，其他三型落花生聯合收穫機均通過性能檢定，實際田間操作的情形良好，目前廣受農友歡迎。根據試作推廣測試結果，

康郎牌南改型、農試型及雲農號的性能差異不大，每公頃收穫約 8-10 小時，收穫損失率、破裂莢率、夾雜物率及帶子房柄率均符合暫定標準 (鄭等，1990)。

雖然國內已經開發成功落花生聯合收穫機，目前甚受農友歡迎，供不應求，唯作業效率偏低，除繼續研究改進外，臺南區農業改良場在農委會的補助下，於1992 年自美國引進二段式收穫機，經過測試結果，機收乾莢果的產量約爲人工收穫的 95% ，所需工時約 3.2 hr/ha，莢果外觀品質除破裂莢率偏高外，均符合暫定標準 (蔡等，1995)。由於引進的機械爲二段式，經過脫莢時期的試驗結果，春作植株掘取後改置 2 天，秋作改置 3 天，將莢果含水量降低 25% 以下時進行脫莢，莢果的外觀品質與植株掘取後馬上脫殼者無顯著差異。由於引進的二段式落花生收穫機械效率高，可適用於目前積極推行的落花生大面積 (30 公頃以上) 集團轉作。

結　　語

目前臺灣豆類雜糧作物種植面積僅約 6,000 公頃，在供應飲食營養的角色不很重要，但種植豆類作物在永續農業的耕作體系則相當重要。由於臺灣稻田消費量將持續降低，而且面臨開放進口的壓力，因此政府鼓勵農民進行水旱田輪作經營。目前在水旱田輪作經營體系中扮演重要角色的玉米、高粱等作物可能將因政府取消稻田轉作補貼及保證價格之後，農民種植意願降低。選擇何種作物替代玉米、高粱，實是當前農政單位必需正視的問題。幾十年來，農業試驗人員在改良豆類品種及栽培技術有相當的成果，今後應持續的努力，積極選育優良品種，研究推廣省工栽培，降低生產成本的技術，開發以新鮮原料進行加工的高品質產品，以增加農民收益來提昇種植豆類雜糧作物的意願。

參考文獻

1. 王銀波、吳王宗。1990。 大豆的營養及其肥培管理。刊載於「豆類作物土壤與肥培管理研討會專集」，高雄區農業改良場編印，第 47-60 頁。
2. 臺灣省政府農林廳。1994。臺灣農業年報。南投縣中興新村。
3. 林安秋、高德錚。1984。大豆根部活性之促進對產量之影響。雜糧作物試驗研究簡報 26：62-66。
4. 洪阿田、羅瑞生、許秋玖。1990。 高屏地區毛豆施用微生物肥料（大豆根瘤菌）示範與推廣成果。刊載於「豆類作物土壤與肥料管理研討會專集」，高雄區農業改良場編印，第 234-250 頁。
5. 翁廷賜、賴森雄。1992。粉綠豆新品種臺南 5 號之育成。臺南區農業改良場研究彙報 28：1-12。
6. 徐進生、蔡承良。1981。作畦機播（收）對落花生生育及產量之影響。雜糧作物試驗研究簡報 23：94-96。
7. 連大進、魏 開、林登雄。1986。不同栽培密度對不同葉型大豆產量、品質及其他農藝特性之影響。高雄區農業改良場研究彙報 1：24-33。
8. 陳武德、連大進。1994。大豆機械化省工栽培試作。農委會補助82年度雜糧作物生產改進計畫執行成果報告，臺南區農業改良場編印，第 71-79 頁。
9. 湯文通、蔡文福。1966。不同行株距對大豆因子型若干重要性狀之影響。雜糧作物試驗研究簡報 8：137-139。
10. 楊允聰、徐進生、謝桑煙。1986。落花生作畦之栽培密度對產量影響試驗。臺南區農業改良場研究彙報 20：21-28。
11. 鄭箎生、吳美慧、洪端良、蔡俊雄。

1990。栽培管理對毛豆產量及品質之影響。刊載於「豆類作物土壤與肥料管理研討會專集」，高雄區農業改良場編印，第135-147頁。
12.鄭榮瑞、施清田、陳萬福、盧子淵。1990。南改型履帶式落花生聯合收穫機。臺南區農業改良場農業技術專刊第57號。
13.鄭榮賢。1990。毛豆肥料需要量與施肥時期研究。刊載於「豆類作物土壤與肥料管理研討會專集」，高雄區農業改良場編印。第62-74頁。
14.蔡承良、林義恭、楊允聰、陳振義。1995。落花生省工栽培試作及示範一二段式落花生收穫機械試作。農委會補助83年度豆類油料作物生產改進計畫執行成果報告。
15.蔡承良、楊允聰、林義恭、陳振義。1994。落花生新品系「南改系147號」對栽培密度與氮肥反應試驗。農委會補助82年度豆類油料作物試驗研究報告。
16.劉景平、張平順、溫英煌。1994。落花生不整地栽培技術之探討。農委會補助82年度豆類油料作物試驗研究報告。
17.賴森雄。1988。綠豆噴佈落葉劑之研究。農委會補助78年度豆類油料作物試驗研究報告。
18.顏福成、張賜海。1991。落花生主要病蟲害聯合防治試驗。臺南區農業改良場研究彙報28：47-57。

大豆種間雜交與雜交胚及胚乳發育之研究

林正斌　葉茂生
國立中興大學農藝學系

摘　要

以栽培種大豆 (*G. max*) 與 *Glycine* 亞屬之野生種 *G. tomentella*、*G. dolichocarpa*、*G. tabacina*、*G. latifolia*、*G. canescens* 及 *G. falcata* 等 8 種 19 系統爲材料，進行栽培種與野生種之種間雜交，調查正、反雜交的成功率，並利用石蠟切片，行組織學觀察不同物種大豆之自交及種間雜交後胚及胚乳之發育，結果如下。

以 *G. max* 爲母本，野生種大豆爲父本，5 天內不落莢之正交成功率爲 9.4% (468/ 4,972)；反交之成功率爲 4.3% (55/1,289)；正交組合中，栽培種與野生種大豆雜交均無法獲得雜交種子，且雜交莢在授粉後 25 天左右掉落。

大豆不同物種自交胚及胚乳之發育，除胚乳均屬核型胚乳外，胚的發育期相當不一致，發育最快者爲 *G. tabacina* (Ta18)，其次依序爲 *G. latifolia* (La2)，*G. canescens* (Ca1)，*G. max* (KS10) 及 *G. tomentella* (To12)，最慢爲 *G. dolichocarpa* (Do 3)。其發育至子葉期的時間分別爲 10、12、13、17 及 18 天。

種間雜交胚及胚乳發育切片結果，所有組合胚乳均較胚提前敗育，各正反組合 11-16 天胚乳開始出現敗育，而 18-24 天胚組織呈敗育現象。

關鑑詞：大豆、種間雜交、胚、胚乳。

前　言

大豆是目前栽培作物中含蛋白質和油分均高的作物之一，而野生種大豆則具有抗病、抗寒、抗旱等特性(盧，1966；Stalker，1980；Brown *et al.*, 1984)，如 *G. formosana* 具抗黃炭紋病 (yellow mosaic)(Singh *et al.*, 1974)，*G. canescens* 對大豆白粉病 (powdery mildew)具有抵抗性(Newell and Hymowitz，1975)，*G. tomentella*、*G. microphylla* 及 *G. argyrea* 均較栽培種具高耐鹽性 (Pantalone and Kenworthy，1989)，因此作物育種家對這些野生種極感興趣，試圖將這些優良性狀轉移至栽培種大豆。

目前大豆屬 (*Glycine*) 分成 *Soja* 與 *Glycine* 兩個亞屬 (subgenus)，其中 Soja 亞屬包括栽培種 *G. max*，中間種 *G. gracilis* 和近緣野生種 *G. soja* 3 種，而 *Glycine* 亞屬則包括 *G.*

canescens、*G. clandestina*、*G. falcata*、*G. latifolia*、*G. latrobeana*、*G. tabacina* 和 *G. tomentella* 等 7 種 (Newell and Hymowitz，1980)；Tindle (1984, 1986a) 及 Tindle and Craven (1988) 在澳洲又新發現 *G. albicans*、*G. arenaria*、*G. argyrea*、*G. curvata*、*G. cyrtoloba*、*G. hirticaulis*、*G. lactovirens*、*G. microphlla* 等 8 種，最近 Tateish and Okashi (1992) 又將臺灣臺東原屬於 *G. tomentella* 分出，命名為 *G. dolichocarpa* 新種，因此目前大豆屬共計 19 種(species)。

作物種間雜交具高度雜交不和合性 (cross incompatibility) 與雜種不稔性(hybrid sterility)，大豆種間雜交亦是如此，目前除 *Soja* 亞屬之 *G. soja*、*G. gracilis* 與 *G. max* 種間雜交可產生種子外，*Glycine* 亞屬和 *G. max* 雜交，均無法自然產生正常雜交種子；目前能獲得雜種植株或雜交種子，除 Shoemaker *et al.* (1990) 以 *G. max* x *G. tomentella* 利用秋水仙鹼處理，而獲得雜交種子外，其餘皆是利用胚培養方式獲得。一般在種間雜交時，胚和胚乳無法正常完全發育，*Glycine* 亞屬之野生大豆和 *G. max* 雜交，雖然授粉後均可受精，然而胚卻在不同發育時期發生停滯或敗育 (林，1993；Tsai and Yeh, 1992)。

大豆種間雜交除 *Soja* 亞屬外，*Glycine* 亞屬均無法產生雜交種子，其主要問題存在胚與胚乳之發育 (葉和蔡，1995)，本試驗擬由組織學上探討栽培種 (*G. max*) 與 *Glycine* 亞屬野生種大豆，其自交及雜交後，胚及胚乳之發育特性，以做為大豆種間雜交育種胚培養之參考。

材料與方法

利用栽培種大豆 (*G. max*) 中興 3 號 (CH 3) 與高雄選 10 號 (KS10)，*Glycine* 亞屬野生種大豆之 *G. tomentella* (To1、To4、To12、To15)、*G. dolichocarpa* (Do1、Do2、Do3、Do4)、*G. tabacina* (Ta2、Ta3、Ta18)、*G. latifolia* (La1、La2、La3、La5)、*G. canescens* (Ca1)、*G. falcata* (Fa1) 等 8 種 19 個系統做為材料 (表 1)。

將上述野生種大豆於春作開始栽培，栽培種大豆於春、夏、秋作時，大約每隔 7 天，以直徑 30 cm 塑膠盆栽種，放置於中興大學農藝系溫室。5-12 月間栽培種大豆盛花期時，選取中節位開花前一天的花蕾，於早上 8 至 11 點間，先行人工去雄，並採當日盛開花朵的花粉，隨即人工授粉，掛上標示牌，進行大豆栽培種和野生種種間之正、反交，並以各種之自交為對照進行觀察，並摘除母株未授粉之花朵及自交莢。

試驗共分為三個部份進行，試驗一係大豆種間雜交之研究，自 1989 至 1994 年夏作，調查各雜交組合 5-12月，正、反雜交 5 天內不落花、落莢之雜交成功率 (Broue *et al.*, 1982)。試驗二係大豆不同物種自交胚、胚乳發育之研究，以栽培種大豆 *G. max* (KS10) 與野生種之 *G. tomentella* (To12)、*G. dolichocarpa* (Do3)、*G. tabacina* (Ta2、Ta18)、*G. latifolia* (La2)、*G. canescenes* (Ca1) 等 6 個種7 系統，先每隔 3 天取人工自交後不同胚齡之子房或莢，經以石蠟切片法 (蔡，1988) 觀察胚之發育時期，待觀察到胚、胚乳後，再±1-2 天取樣觀察，調查胚不同發育期之所需日數。試驗三為大豆種間雜交胚、胚乳發育之研究，在正交方面，以栽培種大豆 *G. max* (KS10) 為母本，*G. tomentella* (To12)、*G. dolichocarpa* (Do3)、*G. tabacina* (Ta2)、*G. latifolia* (La2)、*G. canescens* (Ca1)、*G. falcata* (Fa1) 等 *Glycine* 亞屬之 6 個種為父本；反交則以 *G. tomentella* (To12)、*G.*

表 1. 供試材料大豆屬不同物種之系統代號及來源

Table 1. The list of species, code of strains, and source of seeds of *Glycine* used in this study.

Species	Code of strains	Source of seeds	No. of chromosome (2n)
G. max	CH3	Taiwan	40
	KS10	Taiwan	40
G. tomentella	To1	Taiwan	80
	To4	Taiwan	80
	To12	Taiwan	80
	To15	Taiwan	80
G. dolichocarpa	Do1	Taiwan	80
	Do2	Taiwan	80
	Do3	Taiwan	80
	Do4	Taiwan	80
G. tabacina	Ta2	Australia	80
	Ta3	Australia	80
G. tabacina	Ta18	Taiwan	80
G. latifolia	La1	Australia	40
	La2	Australia	40
	La3	Australia	40
	La5	Australia	40
G. canescens	Ca1	Australia	40
G. falcata	Fa1	Australia	40

dolichocarpa (Do3) 及 *G. tabacina* (Ta2) 爲母本，*G. max* (KS10) 爲父本進行雜交，取雜交後不同胚齡之子房或莢，利用石蠟切片觀察胚、胚乳發育與敗育的情形。

結　果

一、大豆種間雜交之研究

本試驗共進行 12 個雜交組合，6,261 個雜交，雜交後 5 天內不落莢者有 523個，其中包含正交 4,972 個雜交，468 個莢，成功率爲 9.4% ；反交者 1,289 個雜交，5 天不落莢者有 55 個，成功率爲 4.3% (表 2)，所有雜交組合之雜交莢均發育不良，且於授粉後 25 天左右掉落，無法獲得正常雜交種子。

㈠正交方面：

以栽培種 *G. max* 爲母本，*G. tomentella*、*G. dolichocarpa*、*G. tabacina*、*G. latifolia*、*G. canescens*、*G. falcata* 爲父本進行雜交，由表 2 中得知 *G. max* × *G. dolichocarpa* 雜交成功率 13.3% 爲所有組合中最高者，其次 *G.max* × *G. tomentella* 之 11.7% ，最低者爲 *G. max* × *G. falcata* 之 4.6 % 。

㈡反交方面：

以遠緣野生種 *G. tomentella*、*G. dolichocarpa*、*G. tabacin a*、*G. latifolia*、*G. canescens*、*G. falcata* 爲母本，栽培種大豆

表 2. 大豆種間正反雜交之成功率 (授粉後 5 日調查)

Table 2. Successful rate of interspecific cross of *Glycine* species measured at 5 days after pollination

正交(Cross)

♀＼♂	*G. tomentella*	*G. dolichocarpa*	*G. tabacina*	*G. latifolia*	*G. canescens*	*G. falcata*	Total
G. max	107/913 (11.7%)	174/1,307 (13.3%)	74/913 (8.1%)	51/804 (6.3%)	27/272 (9.9%)	35/763 (4.6%)	468/4,927 (9.4%)

反交(Reciprocal cross)

G. max	22/374 (5.9%)	11/198 (5.6%)	10/204 (4.9%)	9/171 (5.3%)	1/169 (0.01%)	2/173 (0.01%)	55/1,289 (4.3%)

(*G. max*) 爲父本，由表 2 得知 *G. tomentella* × *G. max* 5 天不落莢之雜交成功率最高爲 5.9% ，其次爲 *G. dolichocarpa* × *G. max*，成功率爲 5.6% ；再次爲 *G. latifolia* × *G. max*之 5.3% ，而 *G. canescens* × *G. max* 與 *G. falcata* × *G. max* 雜交莢大部份在授粉後 5 天內掉落，至今野生大豆除 *Soja* 亞屬之種間雜交可獲得正常種子外，*Glycine*亞屬野生大豆與栽培種大豆的種間雜交均無法獲得種子。

二、大豆不同物種自交胚、胚乳發育之研究

本試驗以栽培種大豆 *G. max* (KS10) 與野生種之 *G. tomentella* (To12) 、 *G. dolichocarpa* (Do3) 、 *G. tabacina* (Ta2 、 Ta 18) 、 *G. latifolia* (La2) 、 *G. canescenes* (Ca1) 等 6 個種 7 系統，以石蠟切片法觀察各物種自交後胚、胚乳等組織發育的情形，結果如表 3。

㈠栽培種大豆 (*G. max*)

KS10 授粉 2 天時，合子橫分裂後之頂細胞和基細胞已各進行一次縱分裂，形成田字型 4 個細胞之原胚 (proembryo)，胚囊內之游離胚乳核已分裂達 80-100 多個，屬核型胚乳 (nucleartype)(圖 1-A)；5 天時頂細胞分裂而形成胚體爲圓球型期 (spherical embryo) (圖1-B)，部份並可看到原表皮分化；9 天胚爲心型期 (heart-shape embryo)，子葉原基已分化完成，游離胚乳核已達 200多個，並沿胚囊壁四周分佈，由基細胞發育而成之胚柄 (suspensor) 發育完成 (圖 1-C)；14 天胚發育達二子葉間，頂端分生組織已分化出芽原基之魚雷期 (torpedoembryo)，胚乳開始細胞化 (cellular ization)，慢慢崩解並爲胚所取代 (圖 1-D)；17 天胚軸已形成，爲子葉期 (cotyledon st age)，胚乳 (endosperm) 逐漸被子葉 (cotyledon) 吸收取代 (圖 1-E)，下胚軸已可看出明顯的維管束組織 (vascular)，根分生組織 (root meristem) 也已形成，整個下胚軸呈彎曲狀；22 天時子葉發育達最大，胚乳幾乎全部爲子葉所吸收取代，並佔據整個胚

表 3. 大豆不同物種自交胚及胚乳組織之發育

Table 3. Embryo and endosperm development of *Glycine* species.

Species	DAP*	Ovule size (mm)	Embryo Development			Endosperm Development	
			Embryo Size(mm)	Embryo Type**	Cell (No.)	Endosperm Type	Nulear (No.)
	2	0.45	0.03	PE	4-6	nuclear	80-100
	5	0.90	0.10	SE	60-80		-
G. max	9	1.60	0.15	HS	--		200
(KS10)	14	5.00	2.30	TO	--		-
	17	5.00	3.50	CO	--		-
	6	0.95	0.10	SE	40-60	nuclear	80-100
G. tomentella	9	1.20	0.25	HS	--		150-180
(To12)	14	2.50	2.00	TO	--		-
	17	3.00	2.80	CO	--		-
	4	1.10	0.10	SE	--	nuclear	50
G. dolichocarpa	10	1.20	0.25	HS	--		80
(Do3)	18	2.80	2.50	CO	--		-
	7	0.60	0.04	SE	40	nuclear	50
G. tabacina	9	1.80	1.40	HS	--		-
(Ta2)	13	2.50	2.10	CO	--		-
	4	0.55	0.05	SE	20	nuclear	50
G. tabacina	8	0.90	0.13	HS	--		160-200
(Ta18)	10	1.60	0.80	CO	--		-
	3	0.50	0.03	PE	8	nuclear	11
G. latifolia	4	0.90	0.10	SE	40		40-50
(La2)	6	1.10	0.20	HS	--		-
	12	1.20	0.30	CO	--		-
	7	1.00	0.10	SE	50	nuclear	120-150
G. canescens	11	1.30	0.15	HS	--		-
(Ca1)	13	1.50	0.60	CO	--		-

*DAP: days after pollination.

**PE: proembryo; SE: spherical embryo; HS: heart-shaped embryo; TO: torpedo embryo; CO: cotyledon; -: not detected.

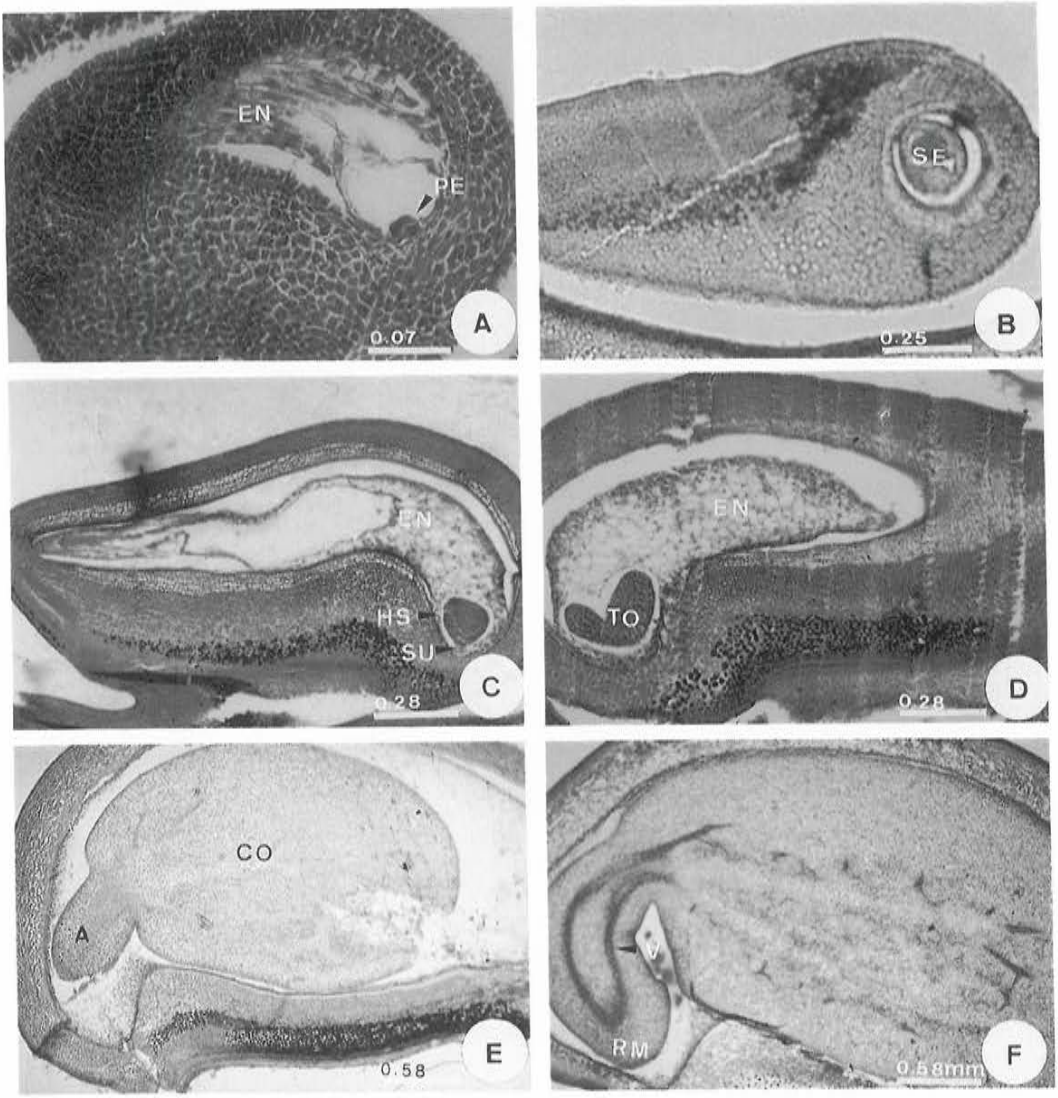

Fig. 1. Selfed embryo developmemt of *G. max* (KS10)

A. Proembryo stage, 2 days after pollination. (x 180)

B. Spherical embryo stage, 5 days after pollination. (x 61)

C. Heart-shape stage, 9 days after pollination. (x 55).

D. Torpedo embryo stage, 14 days after pollination. (x 55).

E. Cotyledon-stage, 17 days after pollination. (x 27).

F. Mature-stage, 22 days after pollination. (x 27).

A : Axis, CO : Cotyledon, EH : Endosperm hausterium, EN : Endorsperm, HS : Heartshape embryo, OV : Ovule, PE : Proembryo, RM : Root meristem, SE : Spherical embryo, SM : Shoot meristerm, SU : Suspensor, TO : Torpedo embryo. V : Vascular.

囊絕大部份(圖 1-F)；24-25 天子葉取代胚乳並充滿整個胚囊，枝梢分生組織 (shoot meristerm) 分化完成。

㈡野生種大豆

(1) *G. tomentella*

To12 自交後 6 天，胚發育至圓球型期，細胞數目約 40-60 個，由基細胞發育之胚柄已發育完全，胚乳屬核型胚乳，胚乳游離核約80-100 個，胚囊合點端的胚乳游離核凝聚成纖維狀之胚乳吸器 (endosperm hausterium)；9 天胚達心型期，隨胚體增大，胚乳細胞自珠孔端向合點端解體；14天時胚已達魚雷期，胚乳逐漸減少；17 天整個下胚軸呈彎曲狀，已分化出根分生組織。

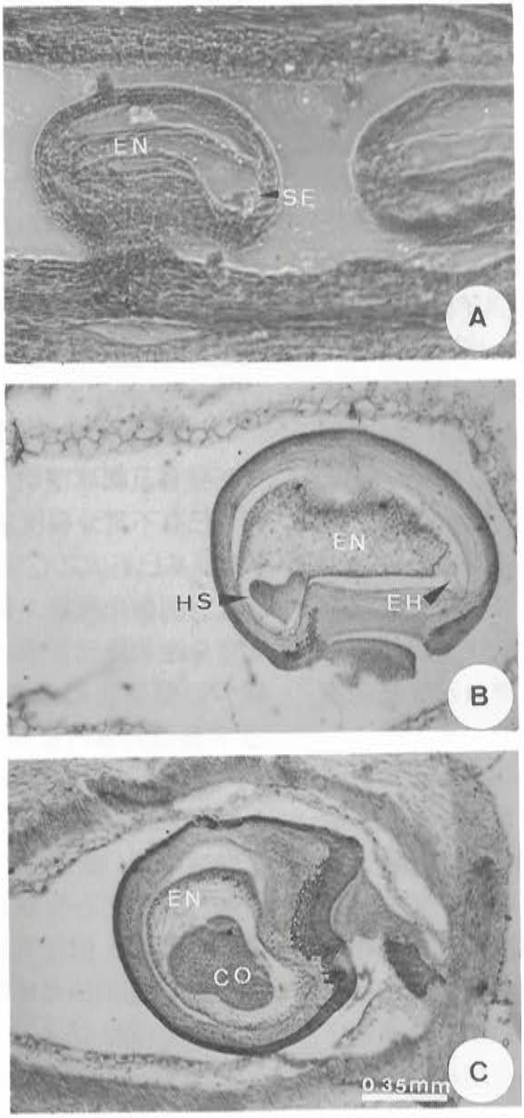

Fig. 2. Selfed embryo development of *G. dolichocarpa* (Do3)

A. Spherical embryo stage, 4 days after pollination. (x 40)

B. Heart-shape stage, 10 days after pollination. (x 40)

C. Cotyledon-stage, 18 days after pollination. (x 40)

⑵ *G. dolichocarpa*

Do3 授粉後 4 天胚屬圓球型期，胚乳游離核約達 50 個，並延胚囊壁四周分佈，胚囊中間爲大型液泡所佔據 (圖 2-A)；授粉 10 天，胚發育達心型期，胚柄發育完全，胚乳細胞由珠孔端向合點端解體，胚乳游離核逐漸細胞化，並由珠孔向合點，胚囊四周向中央延伸，此時胚乳吸器明顯 (圖 2-B)；授粉 18 天胚發育至子葉期，胚乳漸被子葉所取代 (圖 2-C)。

⑶ *G. tabacina*

Ta2 授粉後 7 天胚仍爲圓球型期，胚體部份可看到原表皮分化，胚乳游離核約達 50 個；9 天發育達心型期；授粉後 13 天，胚發育至子葉期，下胚軸已形成； 20 天時莖分生組織分化完成，胚乳幾乎爲子葉所取代。*G. tabacina* (Ta18) 在授粉後4 天胚發育至圓球型期，原表皮分化，胚乳屬核型胚乳，胚乳游離核數目約達 50 個，合點端一群細胞特化爲承珠盤；8 天胚發育至心型期，子葉原基分化，胚乳游離核數目約達 200 個，胚乳游離核逐漸細胞化並由珠孔端向合點端，邊緣向中央延伸，此時胚乳吸器尙未敗壞；10 天時胚發育到子葉期；15 天下胚軸形成，根分生組織形成，下胚軸成彎曲狀，胚佔據胚囊之大部份。

⑷ *G. latifolia*

La2 授粉後 3 天爲原胚期；4 天胚成爲圓球型期，原表皮分化，胚乳屬核型胚乳，胚乳游離核約達 50 個；6 天時胚子葉原基分化，而成爲心型期，胚乳游離核已細胞化；12 天胚發育達子葉期，胚乳吸器之細胞較稀薄，子葉逐漸取代胚乳位置；授粉 17 天後，胚之下胚軸成彎曲狀，根分生組織及維管束組織已形成。

⑸ *G. canescens*

Ca1 授粉 7 天胚爲圓球型期，原表皮分化，胚乳屬核型胚乳，胚乳游離核約 120-150 個；11 天後胚子葉原基已分化，胚屬心型期，胚乳游離核沿胚囊四周分佈，胚囊中間爲大型液泡，胚乳游離核開始細胞化，且由胚囊壁四周向中央進行；13 天發育至子葉期；授粉後 21天子葉期胚已成熟，下胚軸之根原基、維管束組織形成，胚乳大部份已爲子葉所取代，胚乳吸器及承珠盤已解體。

三、大豆種間雜交胚、胚乳發育之研究

㈠正交

以栽培種大豆 *G. max* (KS10) 爲母本，*G. tomentella* (To12)、 *G. dolichocarpa* (Do3)、*G. tabacina* (Ta2)、*G. latifolia* (La2)、*G. canescens* (Ca1)、*G. falcata* (Fa1) 等 *Glycine* 亞屬之 6 個種爲父本之雜交組合，所有組合胚、胚乳等組織之發育如表 4。

1. *G. max* × *G. tomentella*：

KS10 × To12 其胚在授粉後 11 天，雜交胚發育至圓球型期，原表皮層已分化，但胚乳已有不常分裂現象出現；14 天胚發育至子葉原基已形成之心型期，胚柄已發育完成，胚乳有細胞化現象；18 天胚發育至子葉期，其莖分生組織已形成，子葉即將充滿整個胚囊，但整個胚組織細胞鬆散有敗育現象；22 天整個胚囊內組織已敗育。

2. *G. max* × *G. dolichocarpa*：

KS10 × Do3 在授粉後 6 天時胚發育至圓球型期(圖 3-A)；12 天時胚發育之子葉原基已分化之心型期 (圖 3-B)；至 16 天時胚仍爲心型期，但胚乳細胞已開始敗育 (圖 3-C)；24 天胚則依然停滯在心型期，但胚乳已完全敗育(圖3-D)。

3. *G. max* × *G. tabacina*：

KS10 × Ta2 在授粉後 5 天時合子分裂至原胚期，12天胚仍停滯在圓球期；至 16 天時胚乳游離核已由胚囊壁四周向中央

表 4. 大豆屬栽培種×野生種種間雜交胚及胚乳組織之發育

Table 4. Embroyo and endosperm development of interspecific hybrids between *G. max* (cv. KS10 as female parent) and other *Glycine* species.

Male parent*	Organ	Days after pollination							
		1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-25
G. max (KS10)	Embryo	SE	SE	HS	HS	To	CO		
	Endosperm	+	+	+	+	+	+		
G. tomentella (To12)	Embryo				SE	HS	CO(±)	CO(±)	−
	Endosperm				±		±	−	−
G. dolichocarpa (Do3)	Embryo		SE	SE	SE-HS	HS	HS	HS	HS(±)
	Endosperm		+	+	+	+	−	−	−
G. tabacina (Ta2)	Embryo		PE	SE	SE		SE(±)		−
	Endosperm		+	+	+		±	±	−
G. latifolia (La2)	Embryo			UN			SE		−
	Endosperm			±					−
G. canescens (Ca1)	Embryo			UN			SE	To(±)	−
	Endosperm			+			+	±	−
G. falcata (Fa1)	Embryo	PE	PE	SE	SE	SE	SE	−	
	Endosperm	+	+	+	+	±	−	−	

*PE: proembryo; SE: spherical embryo; HS: heart-shaped embryo;TO: torpedo embryo; CO: cotyledon embryo; UN: unshaped; +: normal; ±: abnormal; −: abortion.

細胞化，但組織結構鬆散；24 天時胚囊內組織則已敗育。

4. *G. max* × *G. latifolia*：

KS10 × La2 授粉後 8 天，胚乳已出現敗育現象，而胚則尚未成型 (unshape)；16 天胚只發育至圓球型期，22 天胚、胚乳已完全敗育。

5. *G. max* × *G. canescens*：KS10 × Ca 1 授粉後 8 天胚雖尚未成型，胚乳仍屬正常；16 天胚只發育至圓球型期，原表皮層已分化；至 20 天時胚發育至魚雷期，但胚乳鬆散出現敗育現象，25 天時胚、胚乳均已敗育。

6. *G. max* × *G. falcata*：

KS10 × Fa1 授粉後 5 天雜交胚仍維持在原胚期；8 天雜交胚發育至圓球型期；13 天時胚乳游離核呈細胞化且開始敗育；18 天胚仍停滯在圓球型但胚乳已出現敗育現象；

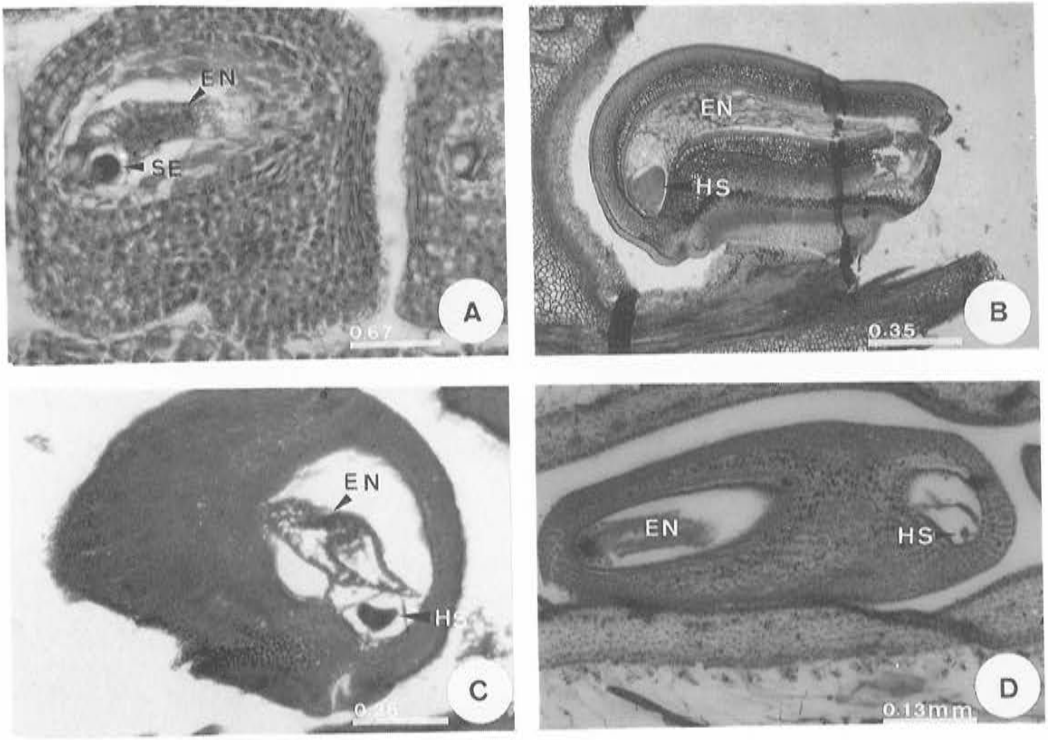

Fig. 3. Development of hybrid embryo of *G. max* (KS10) × *G. Dolichocarpa* (Do3)

A. Spherical embryo stage, 6 days after pollination. (x 260)

B. Heart-shape stage, 12 days after pollination. (x 40)

C. Heart-shape stage, 16 days after pollination. (x 61)

D. Heart-shape stage, 24 days after pollination. (x 80)

21 天時整個胚珠 (ovule) 已經敗育萎縮。

(二)反交

以野生種 *G. tomentella* (To12)、*G. dolichocarpa* (Do3) 及 *G.tabacina* (Ta2) 爲母本，G. max (KS10) 爲父本進行雜交，觀察雜交胚、胚乳發育，結果如表 5。

1. *G. tomentella* × *G. max*：

To12 × KS10 授粉後 12 天胚發育至圓球型期，細胞化之胚乳細胞發育呈現不正常現象；14 天胚已發育至心型期，葉原基分化，但胚乳也已開始敗育；16 天胚發育達魚雷期，子葉原基已分化但胚乳已完全敗育；24 天胚仍停滯在魚雷期，但也已出現敗育現象。

2. *G. dolichocarpa* × *G. max*：

Do3 × KS10 授粉後 16 天胚只發育至圓球型期，原表皮層分化，而胚乳已開始敗育；至 21 天胚、胚乳完全敗育，整個胚珠已呈現萎縮現象。

3. *G. tabacina* × *G. max*：

Ta2 × KS10 在授粉後 23 天胚仍只停滯在圓球型期，胚細胞數目約達 50 個，而

表 5. 大豆屬野生種與栽培種種間雜交胚及胚乳組織之發育

Table 5. Embryo and endosperm development of interspecific hybrids between *G. max* (as male parent) and other *Glycine* species.

Cross	Organ	Days after pollination								
		1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22	23-24
G. tomentella (To12)	Embryo		SE	HS	HS-TO	TO	CO			
× *G. tomentella* (To12)	Endosperm		+	+	+	+	+			
G. tomentella (To12)	Embryo				SE	HS	TO	TO	TO	TO(±)
× *G. max* (KS10)	Endosperm				±	±	−	−	−	−
G. dolichocarpa (Do3)	Embryo		SE		HS		CO			
× *G. dolichocarpa* (Do3)	Endosperm		+		+		+			
G. dolichocarpa (Do3)	Embryo	SE			SE		SE	−		
× *G. max* (KS10)	Endosperm	+			±		−			
G. tabacina (Ta2)	Embryo			SE-HS	HS	CO				
× *G. tabacina* (Ta2)	Endosperm			+	+	+				
G. tabacina (Ta2)	Embryo				SE					SE(±)
× *G. max* (KS10)	Endosperm				±					−

*PE: proembryo; SE: spherical embryo; HS: heart-shaped embryo; TO: torpedo embryo; CO: cotyledon embryo; +: normal; ±: abnormal; −: abortion.

胚乳細胞大部份均已敗育，胚珠呈萎縮。

綜合上述觀察結果，KS10 × To12 在 11 天時胚乳不正常分裂，18 天胚發育達子葉期，但胚組織鬆散，有敗育現象；KS10 × Do3 在授粉後 16 天胚乳開始敗育，24天胚則仍停滯在心型期；KS10 × Ta2 在 16 時天胚乳組織呈現鬆散，24 天胚囊內組織已敗育；K S10 × La2 第 8 天時胚乳開始敗育，22 天圓球型期胚及胚乳均已敗育；KS10 × Ca1胚在 20 天為魚雷期，胚乳已出現敗育；KS10 × Fa1 第 13 天時胚乳即出現敗育，胚則仍停滯在 8 天時之圓球型期。反交部份，To12 × KS10 在 12 天胚乳呈不正常現象，24 天時魚雷期胚才敗育；Do3 × KS10 於 16 天胚乳敗育，21 天胚珠已萎縮；Ta2 × KS10 第 12 天胚乳不正常，23 天圓球型期胚及胚囊敗育萎縮。

討　　論

一、種間雜交之研究

由實驗結果得知 *G. max* 與 *Glycine* 亞屬之雜交組合均無法獲得雜交種子，此結果和

Ladizinsky *et al.* (1979)、Hood and Allen (1980)、Chung and Kim(1990) 及 Tsai and Yeh (1992) 的結果一致，實驗中所有組合之雜交莢果大都發育不良，且一般在授粉後 25 天內掉落，此結果和 Ladizinsky *et al.* (1979) 發現雜交後的莢果在 10-21 天之間容易黃化和脫落之結果相近。而影響雜交成功率之因子中，除人為所造成的差異外，氣象因素亦為不可忽視因子，Byth (1966) 指出，大豆雜交之最適溫度為 26℃ 左右，吳 (1977) 認為在低溫環境下，對大豆花粉會降低發芽率，游和葉 (1989) 曾在目前實驗地測 *G. tomentella*、*G. tabacina*及 *G. falcata*，發現 7-9 月花粉均能發芽，雜交成功率較高之7-11月份臺中地區八十一年平均氣溫介於22.9-28.3℃，適合花粉之萌芽。然就表 2 結果發現，大豆種間雜交成功率普遍偏低，游和葉 (1989) 即曾利用嫁接來提高大豆種間雜交之成功率，而葉 (1995) 更施用乙烯合成抑制劑 $CoCl_2$ 及乙烯作用抑制劑 $AgNO_3$ 二者之結果均能有效延遲雜交莢之掉落，且雜交成功率均能獲得提升，但仍不能獲得正常種子，若能配合大豆雜種胚培養技術 (Singh and Hymowitz, 1985；Singh *et al.*, 1987；Chung and Ki m, 1990)，也許可獲得正常之雜種植株。

二、不同物種大豆自交胚、胚乳發育之研究

早在 1966 年 Davis 就曾對蝶形花亞科植物的胚胎發育特徵做過描述。胡(1982) 指出當初生胚乳核分裂及其爾後的分裂不伴隨形成細胞壁，在胚囊中的中央細胞內形成的核呈游離態分佈，在細胞質中，隨游離核的增加及液泡的擴大，核常被擠壓到胚囊邊緣，中央為大液泡佔據 ，則此胚乳型態屬核型胚乳 (nucleartype)。申等 (1991) 更對大豆 *Soja* 亞屬之 *G. max*、*G. gracilis* 及 *G. soja* 三種的胚胎發育有過深入的探討。但至今 *Glycine* 亞屬野生大豆胚胎之發育則尚未有報告出現，本研究針對 *Glycine* 亞屬野生大豆之胚胎發育進行觀察，藉以提供爾後大豆遠緣雜交育種時之參考資料。就觀察結果：*Glycine* 亞屬內之野生大豆，及 *G. max* 均屬核型胚乳，此與申等 (1991) 探討 Soja 亞屬之 *G. soja*、*G. gracilis*、*G. max*之胚乳型態相同，同為核型胚乳；胡 (1982) 也指出胚乳吸器在豆科植物是相當普遍的，其亦指出胚乳吸器在圓球型期或心型期胚時已發育完全，至魚雷或子葉期時，隨胚體之增大而遭擠壓並導致敗壞。本研究中，在 To126 天時胚乳吸器已形成，14 天胚達魚雷期時，胚乳吸器受擠壓而逐漸解體，因此觀察之野生大豆及栽培種大豆的胚乳吸器，與胡 (1982) 及申等 (1991) 指出之胚乳吸器形成與敗壞大致相似。在不同物種胚之發育時間上則有很大差異，就對照之栽培種 *G. max* (KS10) 其授粉後 2 天，胚發育達 4 個細胞之原胚期 (proembryo)，此與申 (1983) 謂大豆授粉後之合子 (zygote) 有 28 小時之靜止期，爾後再行第一次有絲分裂，二者吻合；KS10 授粉後 2 天胚發育至原胚期，5 天胚為圓球型期，9 天為心型期，14 天為魚雷期，17 天發育達子葉期，此等結果與 Tsai and Yeh (1992) 之觀察結果相近。

三、大豆種間雜交胚、胚乳發育之研究

一般而言，種間雜交之莢果均在 10-21 天內黃化及掉落 (Ladizinsky *et al.*, 1979)，Tsai and Yeh (1992) 認為 *Glycine* 亞屬與 *G. max* 各種雜交組合無法獲得正常雜交種子，乃因雜交胚在不同發育時期產生停滯或敗育所致。在雜交胚發育方面，所有雜交組合之胚乳均較雜交胚提前不正常分裂或敗育，如 KS10 × To12 11 天雜交胚乳即不正常分裂；而雜交胚則在 18 天才發生不正常分裂；反

交方面，To12 ×KS10 雜交胚乳在 14 天已發生不正常分裂，雜交胚 16 天才發育至魚雷期，此時期雜交胚乳已敗育；而胚在其養份供應有三條路線：1. 透過胚柄 (suspensor) 細胞之胞間連絡絲 (plasmodesmata) 輸送至胚 (Dute and Peterson, 1984)；2. 經由珠孔端胚柄附近之轉移細胞輸送至胚 (Folsom and Cass, 1985)；3. 由漸膨大的胚擠壓胚乳導致崩壞，並吸收胚乳的養份 (Chamberlin and Horner, 1990)。Weaver (1957) 推測雜交胚、胚乳之間存在的生理不協調，可能是由於雜交胚產生一種物質，使雜交胚乳生長停止，最後發生敗育；胡 (1982) 並認爲如果胚乳敗育則胚將發生饑餓，導致雜交胚發育停滯，甚至敗育。因此種間雜交胚乳較雜交胚提前敗育，極可能是雜交胚與雜交胚乳之生理不協調，使得雜交胚乳敗育，在雜交胚乳敗育後，反而使得養份供應胚發育之路線損失，使得日漸膨大的胚養份供應不足，造成饑餓狀態，最後並導致雜交胚敗育及莢掉落。

引用文獻

1. 申家恆。1983。大豆受精作用的研究。植物學報 25：213-221。
2. 申家恆、田國佛、李玉芬、李慧榮、王曉燕、張淑玲、張燕馥。1991。栽培大豆、半野生大豆、野生大豆比較胚胎學研究。大豆科學 10：253-263。
3. 林正斌。1993。大豆栽培種和野生種自交與種間雜交胚及胚乳發育之研究。國立中興大學農藝學研究所碩士論文。
4. 吳詩都。1977。大豆耐寒行性之育種研究 (1)低溫環境下花粉及及農藝性狀之變異。科學發展月刊 5：664-667。
5. 胡適宜。1982。被子植物胚胎學。曉園出版社，台北。第 155-170 頁。
6. 游添榮、葉茂生。1989。大豆屬開花、授粉習性與種間雜交之探討。農林學報 38 (1)：49-60。
7. 葉茂生、蔡清榮。1995。大豆屬種間雜交胚發育的研究。中華農學會報(印刷中)。
8. 葉茂生。1995。大豆種間雜交不稔性生理學上的研究 I . 乙烯釋放量與雜交莢果柄離層形成與雜交胚發育之關係。國科會 84 年研究報告。
9. 蔡淑華。1988。植物組織切片技術綱要。茂昌圖書有限公司，台北。
10. 盧英權。1966。大豆栽培種、中間種及野生種之形態的、生理的、細胞遺傳的變異研究。農林學報 15：1-31。
11. Brown, A. H. D., J. E. Grant, J. J. Burdon, and J. P. Grace. 1984. Wild perennial *Glycine* species as genetic resources for soybean improvement. Soybean Genet. Newsl. 11:17-19.
12. Byth, D. C. 1966. Hybridization and pollen germination in soybean. Aust. J. Exp. Agr. Anim. Husb. 6:371-373.
13. Chamberlin, M. A. and H. T. Horner. 1990. Nutrition of early embryo development in *Glycine max* (L.) Merr. Amer. J. Bot. 77: 9.
14. Chung, G. H. and J. H. Kim. 1990. Production of interpecific hybrids between *Glycine max* and *G. tomentella* through embryo culture. Euphytica 48:97-101.
15. Dute, R. R. and C. M. Peterson. 1984. Features of the proembryo and free-nuclear endosperm of soybean, *Glycine max* (L.) Merr. Amer. J. Bot. 71: 5.
16. Folsom, M. W. and D. D. Cass. 1985. Changes in transfer cell distribution in the ovule of soybean after fertilization. Can. J. Bot. 64: 965-972.

17. Hood, M. J. and F. L. Allen. 1987. Interspecifi hybridization studies between cultivated soybean, *Glycine max* and a perennial wild relative, *G. falcata*. *In* : Soybeans: Improvement, Production, and Uses (J. R. Wilcox, ed.), p.40. Amer. Soc. Agron., U.S.A.

18. Ladizinsky, G., C. A. Newell, and T. Hymiwotz. 1979. Wide crosses in soybeans: prospects and limitations. Euphytica 28:421-423.

19. Newell, C. A. and T. Hymowitz. 1975. *Glycine canescens* F. J. Herm., a wild relative of the soybean. Crop Sci. 15:879-881.

20. Newell, C. A. and T. Hymowitz. 1980. A taxonomic revision in the genus *Glycine* subgenus *Glycine* (Leguminosae). Brittonia 32:63-69.

21. Pantalone, V. R. and W. J. Kenworthy. 1989 . Salt tolerance in *Glycine max* and perennial *Glycine*. Soybean Genet. Newsl. 16:145-146.

22. Shoemaker, R. C., M. S. Heath, H. Skorupksa, X. Delnnay, M. Edge, and C. A. Newall. 1990. Fertile progeny of a hybridization between [*Glycine max* (L.) Merr.] and *G. tomentella* Hayata. Theor. Appl. Genet. 80:17-18.

23. Singh, B. B.,D. D. Singh, and S. C. Gupta. 1974. PI 171.443 and *G. formosana* resistant lines for yellow mosaic of soybean. Soybean Genet. Newsl. 1:17-18.

24. Singh, R. J. and T. Hymowitz. 1985. An intersubgeneric hybrid between *Glycine tomentella* Hayata and the soybean, *G. max* (L.) Merr. Euphytic 34: 187-192.

25. Singh, R. J., K. P. Kollipara, and T. Hymowitz. 1987. Intersubgeneric hybridization of soybeans with a wild perennial species, *Glycine clandestina* Wendl. Theor. Appl. Genet. 74:391-396.

26. Stalker, H. T. 1980. Utilization of wild species for crop improvement. Adv. Agron. 33:112-147.

27. Tateish, Y. and H. Okashi. 1992. Taxonomic studies on *Glycine* of Taiwan. J. Jpn. Bot. 67:127-147.

28. Tindale, M. D. 1984. Two new Eastern Australian species of *Glycine* Willd. (Fabaceae). Brunonia 7:207-213.

29. Tindale, M. D. 1986a. A New North Queensland species of *Glycine* Willd. (Fabaceae). Brunonia 9:99-103.

30. Tindale, M. D. 1986b. Taxonomic notes on three Australian and Norfolk Island species of *Glycine* Willd. (Fabaceae: Phaseolae) including the choice of a neotype for *G. clandestina* Wendl. Brunonia 9:179-191.

31. Tindale, M. D. and L. A. Craven. 1988. Three new species of *Glycine* (Fabaceae: Phaseolae) from Northwestern Australia, with noteson amphicarpy in the genus. Aust. Syst. Bot. 1:399-410.

32. Tsai, C. J. and M. S. Yeh. 1992. Pollen germination and pollen tube elongation in interspecific hybridization of *Glycine*. Proceed. Nat. Sci. Council, R.O.C. Part B: Life Sci. 16:144-150.

33. Weaver, J. B. 1957. Embryological studies following interspecific crosses in Gossypium. I. *G. hirsutum* x *G. arboreum*. Amer. J. Bot. 44: 209～214.

Development of Embryo and Endosperm Derived from Interspecific Hybridization of *Glycine*

Jeng-Bin Lin and Mau-Shing Yeh

Department of Agronomy, National Chung-Hsing

University Taichung, Taiwan, R.O.C.

Interspecific reciprocal crosses were made between *G. max* and *G. tomentella*, *G. dolichocarpa*, *G. tabacina*, *G. latifolia*, *G. canescens*, *G. falcata* of the subgenus *Glycine*. The successful rates of reciprocal crosses were investigated. Further,the developmental characteristics of embryo and endosperm of selfed and interspecific cross in *Glycine* species using paraffin section were also examined. The results were summarized as follows.

When *G. max* cv. KS10 was used as female parent, 468 hybrid pods were obtained. The successful rate of cross and reciprocal cross were 9.4% (468/4,972) and 4.3% (55/1289), respectively. The poding period could be over 25 days, no hybrid seed was harvested. Observation of the developmental characteristics of embryo and endosperm of *Glycine* species showed that the endosperm belonged to a nuclear type. However, the embryo development was unequal among species, *G. tabacina* (Ta18) showned the fastest, followed by *G. latifolia* (La2), *G. canescens* (Ca1), *G. max* (KS10), and *G. tomentella* (To12), and *G. dolichocarpa* (Do3) was the slowest. The durations of embryo development into the cotyledon- stage for the above species were, in order, 10, 12, 13, 17 and 18 days. Observation made on the developmental characteristics of embryo and endosperm between of the interspecific crosses in *Glycine* species showed that the abortion of endosperm was faster than that of embryo in all combinations. In cross and reciprocal cross combinations, abortion occurred at 11-16 days and 18-24 days for endosperm and embryo, respectovely.

Keywords: Soybean, Interspecific hybridization, Embryo, Endosperm.

大豆種子耐水性之研究

侯福分[1] 曾富生[2]
[1] 臺南區農業改良場嘉義分場
[2] 國立中興大學農藝學系

摘 要

大豆種子在25℃浸水4天後，再進行發芽試驗之發芽率可作爲測定大豆種子耐水性之指標。種子耐水性在品種間有顯著差異，全互交分析結果控制耐水性大致有1-2對基因，基因效應爲累加性及顯性，耐水性偏向隱性基因，狹義遺傳率爲47%。在浸水逆境下種子吸水量與耐水性不呈顯著相關，但在正常條件下吸水量與耐水性則爲顯著負相關。中南部地區秋作收穫之子實較適合於作爲種子也較具耐水性。種子耐水性與貯藏力之間呈顯著正相關，但與出土能力之間的相關關係則不顯著。

關鍵詞: 大豆、種子耐水性、吸水性、貯藏力、出土能力、耐水性遺傳。

前 言

潮濕地區栽培大豆往往在播種至發芽期間遭遇大雨、土壤過濕，造成種子傷害，而導致田間萌芽率降低，影響大豆生產。因此，大豆種子耐水性爲栽培上要注意之重要問題。著者等曾針對此問題進行探討，並發表幾篇報告，本文僅將這些結果摘要提出供大家討論。

種子耐水性之檢定方法及品種差異

爲建立大豆種子耐水性之檢定方法，Hou and Thseng (1992) 由進行發芽試驗的結果，指出進行種子耐水性檢定時必須選用種皮無裂痕、品質良好(發芽率95%以上)、無病害之種子。試驗之方法爲將大豆種子以乙醇(70%)消毒30秒後，浸於盛裝蒸餾水之試管中，置于25℃之恆溫箱4天。再將種子倒出放置于乾燥之濾紙上風乾6小時，然後放入含二枚濕濾紙之培養皿中，置於25℃之生長箱，4天後調查種子發芽率(種子胚根超過一公分者爲發芽種子)。以發芽百分率表示耐水性程度。利用此方法，檢定大豆730個品種(系)之耐水性結果(Hou and Thseng, 1991)，如表一。顯示730個大豆品種之種子經浸水後之發芽率變異爲0-100%之間，品種間有極顯著之差異，約有60%之品種完全不發芽;而發芽率在80%以上者約有8%，其

中約 45 之品種浸水 4 天幾乎不影響其發芽率。而顯示有地區間之差異存在；由南美、歐洲、印度及東南亞來的品種，其平均發芽率較其他地區爲高。南美及東南亞之環境較高溫多溼，大豆品種可能要具有耐水性，才能適應當地栽培。此種地區間之差異可能由於栽培環境之天然淘汰或人爲選拔之農業生態型所形成的。

Table 1. Geographic variation in seed flooding tolerance of soybeans

Region	No. of entries	Germination (%) after 4 days soaking at 25℃											Mean of germination (%)
		0	1---10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
N. America	57	41	4	1	3		1	1		2	2	2	12.88 c[2]
S. America	16	10			1			1			2	2	27.68 b
Europe	49	17	3	4	4	6	6	4		1	3	1	27.46 b
N.E.Asia[1]	499	312	44	31	18	17	11	15	17	16	9	9	14.66 c
Other Asia	91	37		3	4		3	6	4	4	16	14	42.52 a
S. Africa	14	12								1		1	12.85 c
Middle East	4	4	4										0 d
Total	730	433	51	39	30	23	21	27	21	24	32	29	
%		59.3	7.0	5.3	4.1	3.2	2.9	3.7	2.9	3.2	4.4	4.0	

$X^2 = 172.20^{**}$

[1] Including India and Southeast Asia.

[2] Mean within a column followed by the same letter do not differ significantly at the 5% level.

Table 2. List of soybean varieties with superior seed flooding tolerance

Variety	Origin	Germination (%) 25℃, 10-day soaking
PI232989	China	94
PI222550	Argentina	68
PI165957	India	97
PI175184	India	81
PI208430-1	India	91
PI186195	Indonesia	92
PI181697	Indonesia	86
PI205913	Thailand	74

[1] All are black seeded.

更將浸水時間延長至 10 天，再調查上述耐水品種耐水程度結果 (表 2)。顯示有一些品種仍然具有很高之發芽率 (68-97%)；同時也發現這些品種之種子均爲黑色之種

皮。因此又整理耐水性品種檢定使用的 730 個品種，種皮顏色與耐水性之關係 (表 3)，結果可看出一般耐水性較強的品種大多數其種子爲黑色及褐色種皮。

Table 3. Relationship between seed coat color and flooding tolerance in soybeans

Seed coat color	No. of varieties	Germination (%) (25℃, 4-day soaking)			Mean of germination (%)
		0 - 30	31 - 79	80 - 100	
Yellow	592	506	75	11	10. 1b[1]
Brown	40	5	20	15	64. 9a
Black	71	8	29	34	69. 9a
Green	27	24	2	1	9. 7b
Total	730	43	126	61	
X^2 =362.22**					

[1] Means within a column followed by the same letter do not differ significantly at the 5% level.

種子吸水性與耐水性之關係

大豆栽培種一般無休眠及硬粒的特性。在成熟收穫後，種子一吸水就能發芽。Hou et al. (1995) 以 15 個大豆品種 (表 4) 爲材料，進行種子浸潤與浸水兩種不同處理之吸水試驗，調查種子吸水量 (種子重的百分比)。由浸潤試驗的結果 (表 5) 可以看出供試品種其經時吸水之變異大致可分爲二群，第一群爲吸水緩慢而初期吸水量也較少 (PI092654、PI186195、PI232989、PI54873、PI165957、PI080470、PI170889 及 PI205906 等 8 個品種)，相反的第二群則爲初期吸水較快且較多 (PI222550、PI79710、PI215691、C162、PI91664、C364 及 PI157450 等7 個品種)。其吸水量之品種變異爲第一群在 0.5 小時後爲 1.17-8.24% ，在 2 小時後爲 3.13-19.30% ；然而第二群在 0.5 小時則爲 11.41-18.14% ，在 2 小時則爲 17.22-32.99% 。群間相差很大。

至於浸水試驗的結果 (表 6) 可以看出浸水 1 小時後吸水 40% 以下者有 5 個品種，其他 10 個品種大致在 50% 或以上，吸水至 10 小時後所有品種吸水量均增加到111-165% ，同時也漸近平衡狀態。吸水量達種子重之 50% 就能發芽。

而計算種子吸水量與種子耐水性之間的關係 (表 5、6) 也可以看出，在浸潤處理時，每個調查時間均呈顯著負相關 (-0.626 至 -0.722)；而在浸水處理則發現吸水量與其種子耐水性不呈顯著負相關 (-0.143 至-0.442)。可知在逆境浸水狀態下種子耐水性強的品種不一定吸水量就較少，相反的耐水性差之品種也不一定是吸水太多所致。

Table 4. Characteristics of seeds for soybean varieties used in the experiment

Variety	Flooding tolerance[1]	100-seed wt (g)	Seed coat color[2]
PI165957	100	9.8	B
PI186295	97	7.8	B
PI222550	94	10.5	B
PI232989	93	12.2	B
PI088502	90	11.1	B
PI080470	85	8.2	B
PI205906	80	9.8	Y
PI208430-1	74	13.1	B
PI54873	58	14.3	B
PI230201	50	8.2	Y
PI070466-3	47	15.3	Y
PI092654	42	13.8	B
PI79710	42	17.5	B
PI209334	38	15.2	B
C364	0	12.6	Y
C162	0	14.9	Y
PI170889	0	14.5	Y
PI21691	0	17.6	Y
PI91164	0	24.6	Y
PI157450	0	24.8	Y
PI89006-2	0	15.5	Y
PI085420-1	0	21.1	Y
PI200548	0	19.9	Y
PI087011	0	18.2	Y

[1] Flooding tolerance: germination test after 4 days of soaking at 25℃.
[2] Seed coat color: B: black; Y:yellow.

Table 5. Water uptake of seeds during imbibition for different soybean varieties[1]

Variety	Hours after imbibition					
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0
PI092694	1.17	2.34	2.73	3.13	5.86	6.25
PI186295	1.74	13.24	15.44	15.44	15.44	19.12
PI232989	2.90	5.80	10.36	11.11	11.59	11.59
PI54873	3.65	8.39	12.41	14.60	15.33	17.15
PI165957	4.32	7.41	13.58	14.20	16.67	17.28
PI080470	8.23	10.75	12.66	13.29	17.09	18.35
PI170889	8.23	14.24	16.14	19.30	23.73	25.63
PI205906	8.24	10.96	14.12	15.29	16.47	16.67
PI222550	11.41	16.30	20.11	22.00	23.37	26.09
PI79710	12.78	13.33	14.44	17.22	21.67	22.78
PI215691	12.97	17.41	22.47	22.78	24.68	26.27
C162	14.29	19.51	20.91	21.95	27.18	28.92
PI91164	17.35	26.73	30.61	32.65	33.47	36.94
C364	17.78	22.67	26.67	28.00	30.22	32.00
PI157460	18.14	24.12	28.87	32.99	35.67	41.24
Correlation between flooding tolerance	-.722**	-.694**	-.626**	-.646**	-.710**	-.687**

[1] Water uptake: weight of water uptake/weight of seed (%).

** Significant at 1% level.

Table 6. Water uptake of seeds during the 22-hour soaking period of different soybean varieties

Variety	Hours after soaking						
	1	2	6	10	14	18	22
PI092694	43	77	92	124	137	140	143
PI186259	18	35	86	111	118	122	123
PI232989	53	61	129	125	121	124	125
PI54873	38	29	79	127	131	120	126
PI165957	56	67	113	136	134	123	123
PI080470	20	56	102	124	128	130	131
PI170889	35	60	96	113	115	115	115
PI205906	53	78	116	125	126	119	118
PI222550	48	56	97	115	113	115	115
PI79710	35	56	79	116	117	116	117
PI215691	53	73	102	128	128	124	124
C162	50	59	105	122	121	123	123
PI91164	56	59	114	144	143	141	143
C364	69	74	120	125	124	124	125
PI157460	56	81	130	165	160	162	164
Mean	45±3.9	61±.7	140±.1	126±.4	127±.2	126±.9	128±.9
Corelation between flooding tolerance	-.444	-.353	-.143	-.337	-.286	-.412	-.444

不同栽培地區及季節收穫的子實對種子耐水性之影響

以在秋作栽培於台中、花蓮及高雄三個不同地區收穫的子實爲材料，進行正常發芽及耐水性試驗，結果列如表7、8。顯示正常芽率及種子耐水性，在供試之品種間及地區間均呈顯著異，一般以台中及高雄地區收穫的子實之發芽及耐水性較花蓮的高。

而比較不同期作間的結果，也可以看出秋作收穫的子實，其發芽及耐水性均較春作者高，而春作與秋作間也呈顯著正相關關係(表9)。可知在子實成熟期間氣候環境較冷涼乾燥的地區及期作生產的子實，較適合作爲種子用。

Table 7. Location effect on germination and flooding tolerance of seeds for different soybean varieties (Fall crop season)

Variety	Germination (%)					Flooding tolerance (%)				
	HL[1]	TC	KS	$\bar{X}$	CV(%)	HL	TC	KS	$\bar{x}$	CV(%)
PI 222549	88	99	94	94	5	87	93	87	88	3
PI 232989	96	99	98	98	1	79	83	84	82	3
PI 186195	99	100	98	99	1	82	91	95	89	6
PI 088502	99	99	99	99	0	89	90	94	91	2
PI 086103	69	72	94	78	14	50	64	63	59	11
PI 88508	72	73	64	70	6	16	49	56	40	44
PI 208430-1	88	97	88	91	7	67	73	69	69	4
PI 196172	70	94	97	87	14	8	10	10	9	11
PI 080470	78	99	99	92	11	53	80	78	70	17
PI 230201	93	99	92	95	3	45	57	62	54	13
PI 084679	81	90	98	90	8	46	46	47	46	1
PI 079872	91	97	99	96	4	10	41	84	45	67
PI 189963	92	97	94	94	2	10	43	30	28	48
AGS 2120	97	99	99	98	1	10	39	42	30	48
PI 070466-3	88	97	88	91	5	5	47	43	31	61
PI 200548	92	97	80	90	8	0	0	0	0	0
PI 204336	79	85	98	87	9	0	0	0	0	0
PI 087011	92	90	97	93	3	0	0	0	0	0
AGS 66	78	97	99	91	10	0	0	0	0	0
$\bar{x}$	86.4	93.7	93.4			34.6	47.7	49.7		
LSD	2.0	1.9	1.9			7.3	7.1	7.5		

[1] HL: Hualien; TC: Taichung; KS: Kaohsiung.

Table 8. ANOVA for flooding tolerance of soybean seeds

Source of Variation	Germination (%)			Flooding tolerance (%)	
	df	MS	F-value	MS	F-value
Variety(V)	19	74.28	36.37**	12154.51	508.22**
Location(L)	2	121.65	59.57**	10722.65	448.35**
V x L	38	21.41	10.48**	1263.12	52.82**
Error	59	2.04		26.22	

**: significant at 1% level.

Table 9. Season effect on germination and flooding tolerance of seeds for different soybean varieties (Taichung)

Variety	Germination(%)					Flooding tolerance(%)				
	Spring	t-test	Fall	$\bar{X}$	CV(%)	Spring	t-test	Fall	$\bar{X}$	CV(%)
PI 165957	100	ns	100	100	0	98	ns	98	98	0
PI 86002	96	ns	98	97	1	96	ns	98	97	1
PI 186195	98	ns	99	99	1	90	*	98	94	4
PI 222549	94	ns	95	95	1	89	**	96	93	4
PI 205915	92	*	98	95	3	88	**	98	93	5
PI 222550	90	*	96	93	3	87	**	96	93	5
PI 181697	89	**	96	93	4	49	**	80	65	24
PI 232989	83	**	98	91	8	39	**	84	62	37
PI 70197	85	**	95	90	6	35	**	75	55	36
PI 88508	38	**	85	62	38	16	**	41	29	44
Tarbeel	55	**	94	75	26	10	**	42	26	62
PI 196172	39	**	90	65	40	8	ns	9	9	6
$\bar{X}$	80		95			59		76		
LSD	6.1		1.2			9.8		8.1		
r1	0.875**		0.798**							
r2		0.894**								
r3							0.898**			

*,** : germination between the spring and fall crops differ significantly at 5 and 1% levels, respectively.

ns: non-significant.

r1: correlation between germination and flooding tolerance for the same season.

r2: correlation between spring and fall crops for germination.

r3: correlation between spring and fall crops for flooding tolerance.

Table 10. Flooding tolerance before and after storage of seeds and the seed storability of different soybean varieties

Code no.	Variety	Flooding tolerance (%)	Seed storability (%)	Flooding tolerance (%) after 18-month storage
1	PI 32204	98	45	11
2	PI 186195	97	98	85
3	PI 165957	95	89	59
4	PI 088502	95	92	67
5	PI 86002	94	98	54
6	PI 222550	94	92	58
7	PI 174860	94	95	75
8	PI 232989	92	92	92
9	PI 79691	92	90	36
10	PI 194773	89	79	46
11	PI 153292	88	80	36
12	PI 181697	88	84	64
13	PI 205913	88	83	20
14	PI 81037-4	70	97	59
15	PI 205915	43	84	43
16	PI 79710	42	52	10
17	PI 88508	41	92	41
18	PI 092654	42	80	17
19	Tarbeel	42	85	34
20	PI 079872	83	71	23
21	PI 194638	43	60	13
22	PI 221714	30	63	19
23	PI 194645	28	58	8
24	PI 183485	10	67	6
25	PI 100899	8	17	2
26	C110	10	75	5
27	PI 205906	79	50	0
28	PI 54834	59	35	0
29	PI 86741	34	28	0
30	PI 180519	15	23	0
31	PI 89013	4	56	0
32	Aksarben	13	12	0
33	Harbome	7	24	0
34	PI 194630	0	47	0
35	PI 92748	0	38	0
36	PI 205087	0	28	0
37	PI 170889	0	66	0
38	PI 170892	0	20	0
39	PI 222547	0	30	0
40	PI 222548	0	36	0
41	PI 219652	0	35	0
42	PI 215690	0	23	0
43	PI 215691	0	50	0
44	C6	0	24	0
45	C202	0	70	0
46	C364	0	58	0

種子耐水性及貯藏能力之變異

Hou et al. (1995) 調查種子貯藏能力 (種子用塑膠袋包裝置於實驗室 18 個月後調查發芽率的百分比)，貯藏前及貯藏後之耐水性結果 (表 10) 顯示，大豆種子貯藏能力在品種間有顯著差異，其變異為 12-98% 之間，遺傳率 86% 。而在貯藏前及後之耐水性也可看出，供試品種之特性大致可分為不同的群。第 1 群 (code No.1- 26) 品種間變異很大，在貯藏前 (8-98%) 與後 (2-92%) 均有耐水性；而第 2 群 (No. 27-33) 雖在貯藏前有 4 -79% ，但在貯藏後則其耐水性均消失; 而第 3 群 (No.34-46) 在貯藏前後均無耐水能力。

計算品種間貯藏能力，貯藏前及後的耐水性等三性狀間之相互關係 (圖1-3)，可看出三性狀間均呈顯著正相關，貯藏能力與貯藏前耐水性為 r=.718 ，與貯藏後耐水性為 r=.810；而貯藏前後之耐水性為 r=.641 。可知具有耐水性之品種大致種子也較能耐貯藏。

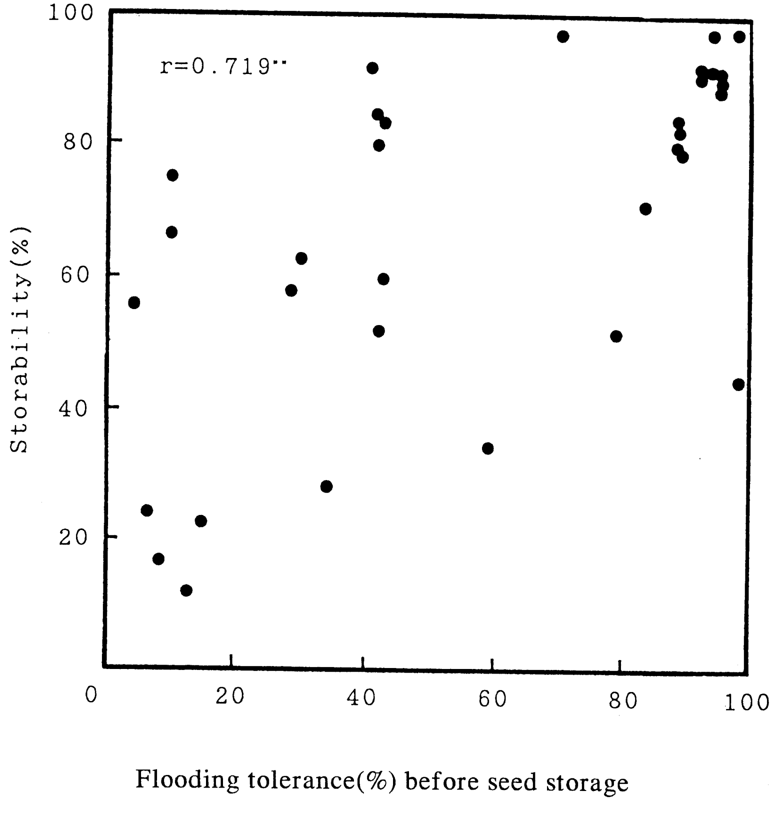

Fig. 1. Relationship between storability and flooding tolerance of seed in different varieties.

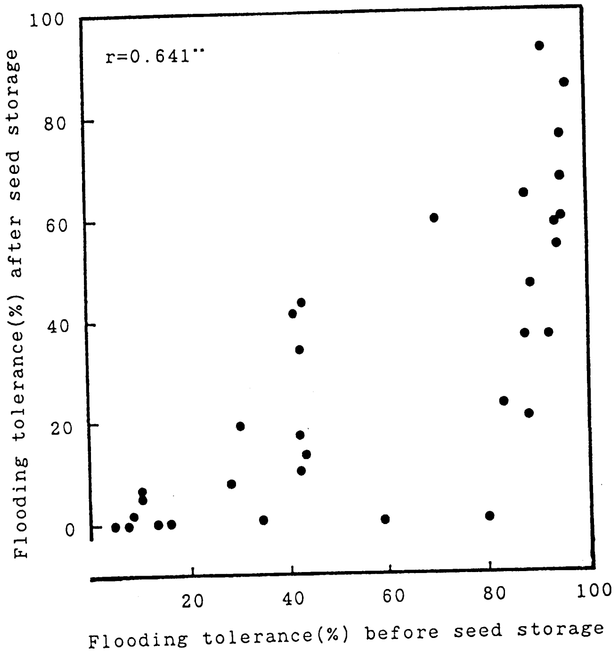

Fig. 2. Relationship between flooding tolerance after storage and flooding tolerance before storage in different varieties.

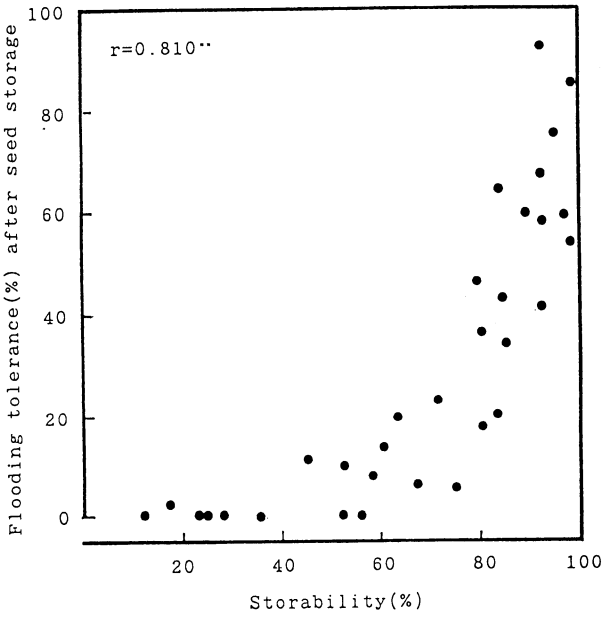

Fig. 3. Relationship between flooding tolerance after storage and storability in different varieties.

種子耐水性與種子出土能力之關係

在夏、秋作大豆播種容易遇到大雨，而後土壤表面形成硬殼，即使種子具有耐水性能發芽，但發芽後無法伸出土壤表面，仍然會夭折於土中。Hou et al. (1995) 調查大豆出土能力的結果 (表 11)，指出種子出土能力 (maximum weight displacement) 及其出土能力之其他特性，在品種間有顯著差異。

Table 11. Characteristics of seed emergence ability for different soybean varieties

Variety	Days to max weight displacement[1]	Max. weight displacement (mm)	Hypocotyl length (mm)	Root length (mm)	Fresh weight (mg)
PI 088502	9. 4	16. 3	5. 21	2. 86	1. 20
PI 89006- 2	8. 1	9. 3	8. 60	4. 32	1. 77
PI 085420- 1	6. 5	16. 8	6. 66	7. 12	1. 84
PI 200548	8. 4	26. 2	9. 10	2. 31	1. 73
PI 208430- 1	10. 2	15. 5	5. 21	2. 72	0. 82
PI 209334	7. 5	13. 8	6. 01	3. 11	1. 74
PI 087011	7. 4	19. 8	4. 25	6. 22	1. 68
PI 186295	7. 4	11. 1	5. 01	2. 80	0. 98
PI 230201	10. 5	28. 5	5. 69	0. 83	1. 53
PI 165957	11. 0	6. 0	4. 52	1. 08	1. 06
PI 170899	10. 0	7. 0	5. 05	0. 79	1. 28
PI 070466- 3	9. 7	27. 2	5. 11	0. 72	1. 71
PI 157450	10. 7	25. 8	6. 64	0. 98	2. 02
PI 232989	9. 7	25. 8	6. 58	1. 68	1. 86
C 364	8. 7	8. 6	5. 72	0. 96	1. 09
LSD (0. 05)	1. 3	7. 7	1. 92	1. 02	0. 37

[1] Maximum weight displacement: height of inner tube lifted by the seeding.

Table 12. Correlation between characteristics of emergence ability and flooding tolerance for seeds of soybean varieties

Character	(B)	(C)	(D)	(E)	(F)	(G)
100-seed weight (A)						
Days to wt. displacement (B)	-. 4512	. 2275	. 4739	. 5355*	. 6317*	. 7557*
Max. wt displacement (C)		. 1640	-. 2260	-. 7937**	-. 2189	. 3348
Hypocotyl length (D)			. 2426	-. 1043	. 5883*	-. 0505
Root length (E)				. 1241	. 5348*	-. 4450
Fresh weight (F)					. 2425	. 2951
Flooding tolerance (G)						. 2425

**, *: significant at 1 and 5% levels. respectively.

計算耐水性及出土能力特性間之關係(表 12)，顯示耐水性與種子大小呈顯著正相關，而與出土日數、出土能力(圖 4)、胚軸長、根長及苗重等均無顯著相關關係。因此可知種子出土能力因品種之不同而有差異，而耐水性强者也有可能具有較强的出土能力。

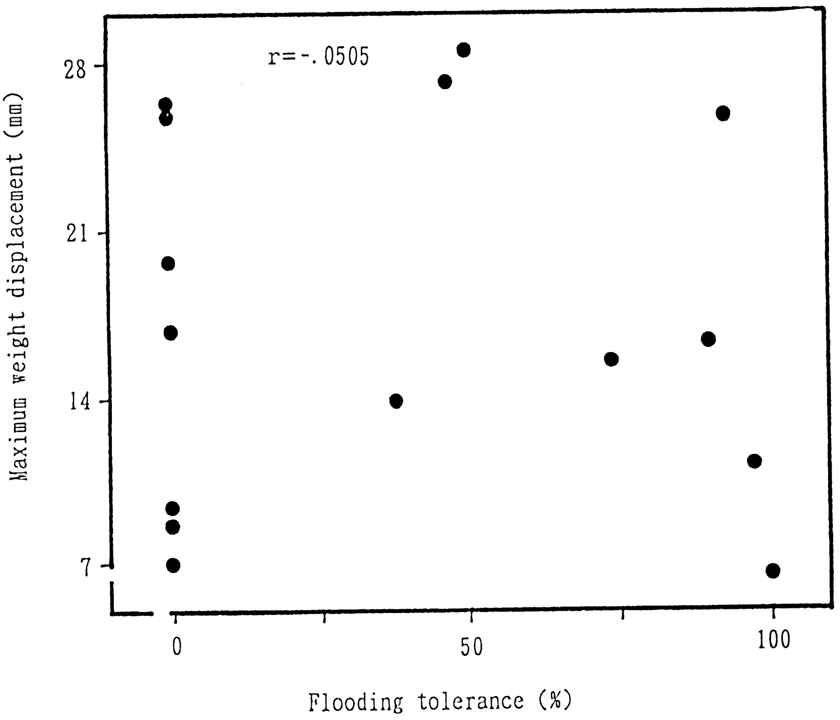

Fig. 4. Relationship between maximum weight displacement and flooding tolerance of seed in different varieties.

種子耐水性之全互交分析：

Hou et al. (1995) 以如表 13 之全互交的材料進行種子耐水性之遺傳分析。表 14 結果顯示種子耐水性受相加性 (D) 及顯性 (H^1)基因的作用，而以顯性基因的效應較大 (D-H^1)；且呈超顯性效應 (H^1 /D)1/2(圖 5)。而控制耐水性之基因大約有 1-2 對 (h/H^2)，以耐水性較强者具隱性基因(圖6)。狹義遺傳率爲0.47。因此要改良種子耐水性可利用雜交育種方法，在初期進行選拔，而選拔效果可預期。

Table 13. Seed germination rate (%) in a 6×6 diallel cross

Parent	PI 92683	PI 68741	PI 087630	PI 90575-1	PI 189940	PI 186195
PI 92683	(60)	51	48	60	59	44
PI 68741	63	(76)	72	57	67	62
PI 087630	40	62	(80)	62	55	60
PI 90575-1	56	67	52	(47)	50	72
PI 189940	55	53	59	56	(70)	53
PI 186195	52	54	66	60	69	(99)

( ): Parental values.
Germination rate: germination test after 4-day soaking at 25℃.

Table 14. Estimates of genetic parameters for germination (%) in a 6×6 diallel cross

Genetic parameter	Estimated value
D	9.89**±1.6
H_1	14.61**±4.1
H_2	10.54**±3.7
h	17.64**±2.5
F	11.84**±4.0
E	0.24±0.06
$(D-H^1)$	-4.71**±1.6
$(H_1/D)^{1/2}$	1.22
$H_2/4H_1$	0.18
Kd/kr	2.94
h/H_2	1.67
h^2 (n)	0.47

**: significant at 1% level.

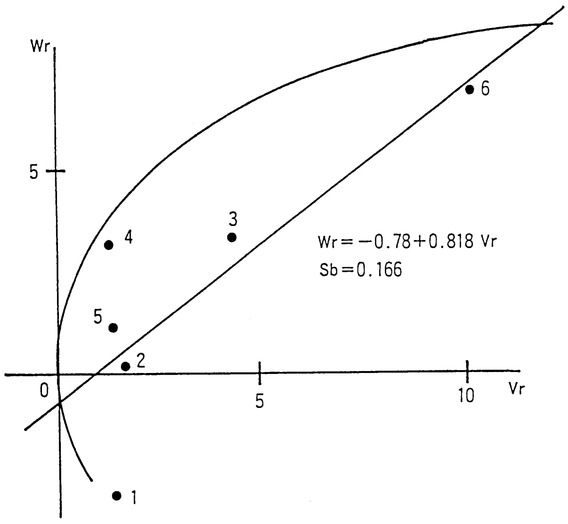

Fig. 5. Wr／Vr graph for germination in 6×6 diallel crosses.

1 : PI92683　2 : PI68741
3 : PI087630　4 : PI90575-1
5 : PI89940　6 : PI186195

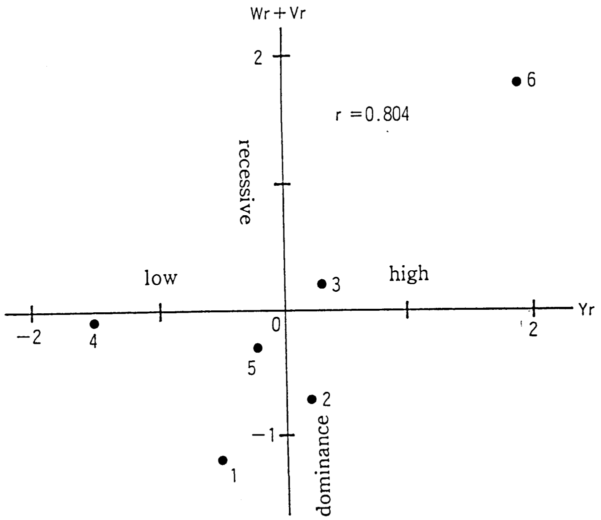

Fig. 6. Scatter plot showing the relationship between standardized values of Yr and (Wr＋Vr)

1：PI92683　　2：PI68741
3：PI087630　　4：PI90575-1
5：PI89940　　6：PI186195

結　　論

大豆播種栽培後若遭遇大雨或灌水不當，致土壤過濕並使土表形成硬殼，會造成種子腐爛不發芽或即使發芽幼芽胚軸也無法伸出土表而夭折土中。因而導致田間萌芽率降低，發生缺株，降低產量。

本研究調查農試所保存的栽培種大豆種源中的730 個品種(系)就能發現約4% 之品系具有種子耐水的特性，確認在大豆種源中有耐水基因存在。雖非由雜交後代得知，而是由全互交分析得出其遺傳行爲不複雜，認爲要改進種子之耐水性，以雜交育種應可以達成。

種子具有耐水特性能發芽，但發芽後，由於大豆是雙子葉植物，土表太緊密時，若出土伸長力不足，仍然胚軸及子葉無法破土伸出土面，而夭折土中。然而本研究也發現幼芽出土伸長力在大豆品種間有很大差異，且出土伸長力與耐水性之間無顯著相關關係，因此可推測要尋找或育成兼具種子耐水性與出土能力强的品種應有可能的。

在調查的730 個種源中，耐水性强的品種只有少數比例的品種之種皮爲黃色，而具褐色或黑色種皮者雖非絕對但大部份都有較强的耐水特性。大豆栽培種中一般均爲黃色種皮，黑褐色者較少。而被認爲大豆栽培種的祖先G.soja及中間種G.gracilis則爲黑色與褐色種皮，黑色種皮與種子耐水性在大豆栽培種演化上可能具有某種重要角色。

一般大豆種在吸水量達到50% (種子重之比例)左右時就能正常發芽，本研究之材料在浸水逆境下，吸水1-2 小時大致已達此量，而在10小時後就已飽和不再增加，且耐水性與吸水量及速度均無顯著相關。而耐水性品種在浸水4 天甚至超强品種10天後仍會發芽，但敏感品種在1 天或2 天就失去發芽力，問題可能在種子內部之生化反應。

誌　　謝

本研究承行政院農委會及國科會補助經費，謹此誌謝。

參考文獻

1.Hou F. F. and F. S. Thseng. 1991. Studies on the flooding tolerance of soybesn seed: varietal differences. Euphytica 57:169-173.

2.Hou, F. F. and F. S. Thseng. 1992. Studies on the screening technique for pre-germination flooding tolerance in soybean. Jpn. J. Crop Sci. 61:447-453.

3. Hou. F. F., F.S. Thseng, S.T. Wu, and K. Takeda. 1995. Varietal differences and diallel analysis of pre-germination flooding tolerance of soybean seed. Bull. Res. Inst. Bioresoür. Okayama Univ. (in press)

4. Hou,F. F., F. S. Thseng, and K. Takada. 1995. Studies on the flooding tolerance, water uptake and emergence ability of soybean seed. Jpn. J. Crop Sci. (in press)

5. Hou, F. F., F. S. Thseng, and S. T. Wu. 1995. Variation in germination rate, and storability, and flooding tolerance of soy- bean seed-produced from different cultural seasons and locations. Jpn. J. Crop Sci. (in press)

Studies on the Flooding Tolerance of Soybean (*Glycine max*) Seeds

Fwu-Fenn Hou[1] and Fu-Sheng Thseng[2]

[1] Chiayi Branch Station, Tainan District Agricultural Improvement Station, Lutsau, Chiayi, Taiwan, ROC.

[2] Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.

The flooding tolerance of soybean seeds can be measured by the germination test after 4-day soaking at 25℃. High variation in seed flooding tolerance existed in soybean germplasm as reflected by the range of germination rate from 0 to 100%. Seed flooding tolerance was controlled by one/two effective factors, and both additive and dominance variances and high narrow sense heritability were suggested. Seed water uptake was related negatively and significantly to flooding tolerance under normal imbibition. However, the relationship was not significant under flooding stress.

Elongation ability of seedlings differed greatly among varieties. The relationship between flooding tolerance and elongation ability of seedling was not significant.

Storability of seeds was also different significantly among varieties and was a genetic character with heritability of 86% . The storability was related positively and significantly to flooding tolerance.

Key words: Soybean, Flooding tolerance, Elongation ability, Storability, Water uptake.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊
臺灣省農業試驗所專刊第49號(1995)

毛豆開花習性與莢果產量之關係

陳庚鳳[1]　朱德民[2]
[1] 臺灣省高雄區農業改良場
[2] 國立中興大學農藝學系

摘　要

本試驗目的在瞭解開花習性對毛豆莢果產量之影響，分析合格莢與不合格莢之成因及在植冠層之分佈，以提供選種之參考。試驗採用高雄選一號、綠光、白鶴之子及雪之下等四個品種爲材料，完全逢機排列設計，三重複，於 1989 年秋及 1990 年春種植於國立中興大學試驗農場。試驗結果顯示四個參試品種均以第一花群單一莢果較重，合格莢比例高，多分佈於植冠層之中、上層三分之一節位，愈晚開之花群，其單一莢果重較輕，合格莢比例低，分佈於植冠層之中、下層節位。因此選擇始花後 15 天內開花較多，結莢率高，且分佈於植冠中、上層三分之一較多之品種，可有效的增加毛豆合格莢產量。

關鍵詞：毛豆、開花習性、植冠、合格莢產量。

前　言

大豆作爲毛豆用時，以收穫 R_6 期莢果爲目標，且符合市場規格要求，才有經濟價值，即所謂合格莢。欲使合格莢產量高，則二粒仁以上的莢果數多、飽滿、單粒仁莢果少。而莢果內子粒的發育除受基因控制外，栽培環境亦爲重要因素。一般在同一品種或同一植株上，種子大小與莢果間所含的子粒數有很大差異，且直接影響合格莢產量。導致差異的原因，部份學者在大豆上曾加以探討 (Fraser et al., 1982 ; Hanson, 1986 ; Duthion and Pigearire, 1991)，但在毛豆方面，有關的研究文獻甚少。吾人知道控制莢果及種子發育的因素很多，特別以植株開花習性影響子粒發育甚鉅 (Egli et al., 1987 ; Nelson, 1988)。本試驗鑑於毛豆爲目前重要外銷豆類，產量的要件與大豆迥異，其原料品質直接影響產品成本與市場信譽，因此探討品種間開花習性與產量之關係。比較不同開花群所形成的莢果對合格莢產量之影響，不同花群莢果在節位間之分佈，以了解合格莢與不合格莢之成因，俾能對毛豆原料品質有所掌握，提供育種訊息，作爲選種方向之參考。

材料與方法

本試驗採用白鶴之子(Shirozurunoko)、雪之下 (Yukinoshita)、綠光(Ryokukou) 及高雄選一號 (Kaohsiung selection No. 1) 等四個品種爲供試材料，於 1989 年秋及 1990 年春種植於國立中興大學實驗田。採用完全逢機設計，每一品種重複 3 次。每小區 6 行，行長 5m，行距秋作 40cm，春作 45cm，株距 10 cm，每穴播種 2 粒，種子萌芽出土一週後進行間苗，每穴留一株。每公頃肥料施用量爲40-60-60 (N-P_2O_5-K_2O) Kg，其中氮肥二分之一量，磷肥全量及鉀肥全量在整地播種時施於田間作基肥用，剩餘二分之一氮肥做爲追肥，於萌芽出土後 15 天施用。植株生育期進行除草培土一次，田間管理按一般栽培毛豆慣行方法實施。

選擇始花期一致的植株，每小區選五株，分別予以標記，依據開花的先後順序，每五天的花爲一群，掛同一色牌，分紅、黃、白、藍、綠等五種色牌，共有五個開花群。在同一開花群標記時並考慮節位 (Fehr and Caviness, 1977)，使每一節位均有不同的開花群，以評估同節位與異節位間的差異，莢果達 R_6 期時，把各節位及各色牌的莢果分別採收，調查秤重。

試驗資料依取樣時間進行變方分析，達到顯著水準時，再依 Fisher's Least Significant Difference (LSD) 法進行平均值顯著性測驗。

結　　果

品種間莢果產量與各花群結莢之特性

1989 年秋作四個參試品種中，以綠光總莢數、合格莢數、總莢重及合格莢重最高，雪之下雖莢數多，但不合格莢數亦高，其合格莢數、合格莢重與高雄選一號的差異不顯著。白鶴之子總莢數略高於高雄選一號，可是不合格莢遠比高雄選一號爲多，導致合格莢產量低 (表1 及圖1)。1990 年春作只採用綠光與高雄選一號兩個品種爲材料，其中高雄選一號的總莢數、合格莢數、總莢重及合格莢重均高於綠光，品種間不合格莢數或莢重的差異則未達顯著水準 (表2 及圖1)，顯示毛豆產量決定於總莢數、總莢重、合格莢數及合格莢重等因素，與大豆產量決定於總莢數及總子粒重迴然不同。且同品種期作間表現不同，如高雄選一號春作比秋作高產，但綠光則相反。

毛豆植株開花結莢爲漸進式，花期長達二十餘天，因此進一步分析合格莢產量差異之原因。首先用人爲劃分，從始花期開始每五天之花朵爲一花群，依時間順序，區分爲一至五個花群莢果。圖 2 資料顯示，秋作四個參試品種均以第一花群莢果產量最高，隨花群之延長，莢果重量逐漸降低，尤其高雄選一號和白鶴之子，第三花群以後之花群形成的莢果極少，而綠光和雪之下則各花群均可形成莢果，其中綠光各花群莢果均具有相當的數量; 顯示高雄選一號與白鶴之子在秋作的莢果產量絕大部份由第一花群所形成。1990 年春作各花群莢果產量之表現，由二個參試品種調查結果，高雄選一號和綠光在各花群均有莢果，高雄選一號，各花群莢果重量均比秋作高，綠光則比秋作爲少 (圖 2)。就莢果總產量而言，除了第一花群莢果產量外，其他花群莢果重量亦爲構成莢果總產量的重要部份。

1989 年秋作調查白鶴之子、雪之下 (表 3) 及高雄選一號、綠光 (表 4) 等四個品種，分析各花群結莢對植株總莢果產量貢獻百分比，結果顯示第一花群莢果佔總莢果重量

Table 1. Number of total graded and off-graded pods of four vegetable soybean varieties grown in the fall crop of 1989

Variety	Total pod	Graded pod	Off-graded pod
	----------	no. plant^{-1}	----------
Kaohsiung Sel. 1	20.8±2.6 b*	14.2±1.0 b	6.6±2.0 b
Shirozarunoko	21.6±1.9 b	10.4±0.8 c	11.2±2.1 a
Ryokukou	29.0±1.5 a	23.2±1.2 a	5.8±1.6 b
Yukinoshita	28.4±1.7 a	14.4±0.9 b	14.0±2.4 a

* Means with the same letter of a column are not significantly different at 5% level by Fisher's LSD.

Table 2. Number of total graded and off-graded pods of two vegetable soybean varieties grown in the spring crop of 1990

Variety	Total pod	Graded pod	Off-graded pod
	----------	no. plant^{-1}	----------
Kaohsiung Sel. 1	24.6±1.4 a*	15.8±1.1 a	8.8±1.5 a
Ryokukou	19.7±1.3 b	11.8±1.1 b	7.9±0.5 a

* Means with the same letter of a column are not significantly different at 5% level by Fisher's LSD.

60% 以上，第二、三花群莢果只有 10-15% ，第四、五花群莢果更少；除雪之下佔有 4.7-7.3% 外，其餘二個品種白鶴之子和高雄選一號均低於 2% 。綠光各花群莢果分佈，第一至第三花群莢果均佔有 20% 以上，第四、五花群莢果亦各佔 11.9 及 4.7% 。在 1990 年春作綠光第一花群莢果佔 48.9% ，第二群爲 24.6% ，第三群以後所佔比例很少。高雄選一號第一花群莢果比例只佔 38.9% ，約爲秋作的一半，第二至第五花群莢果的比例明顯增加 (表4)，顯示各花群結莢分佈因品種、期作不同而有明顯差異，高雄選一號秋作較集中在前段花群，春作則較分散與綠光恰好相反。

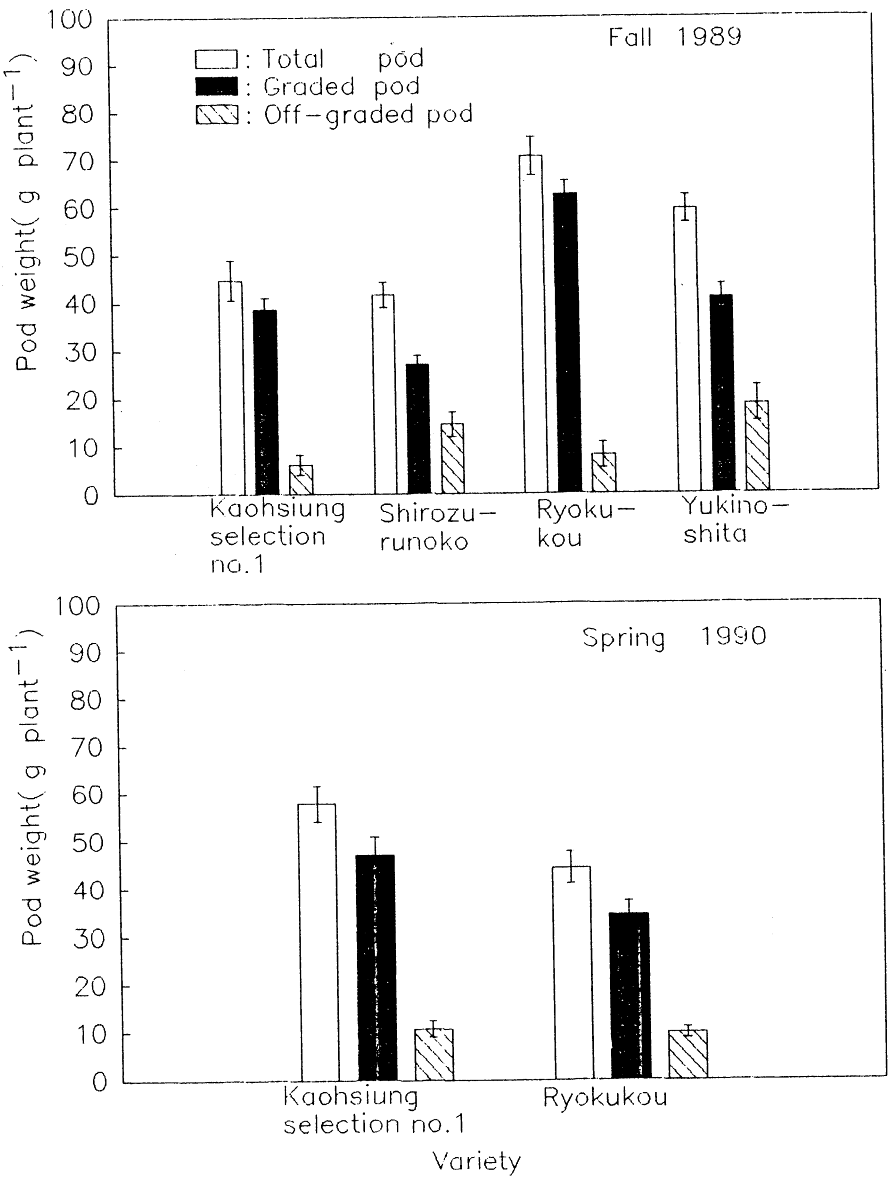

Fig. 1. Analysis on pod yield of four vegetable soybean varieties

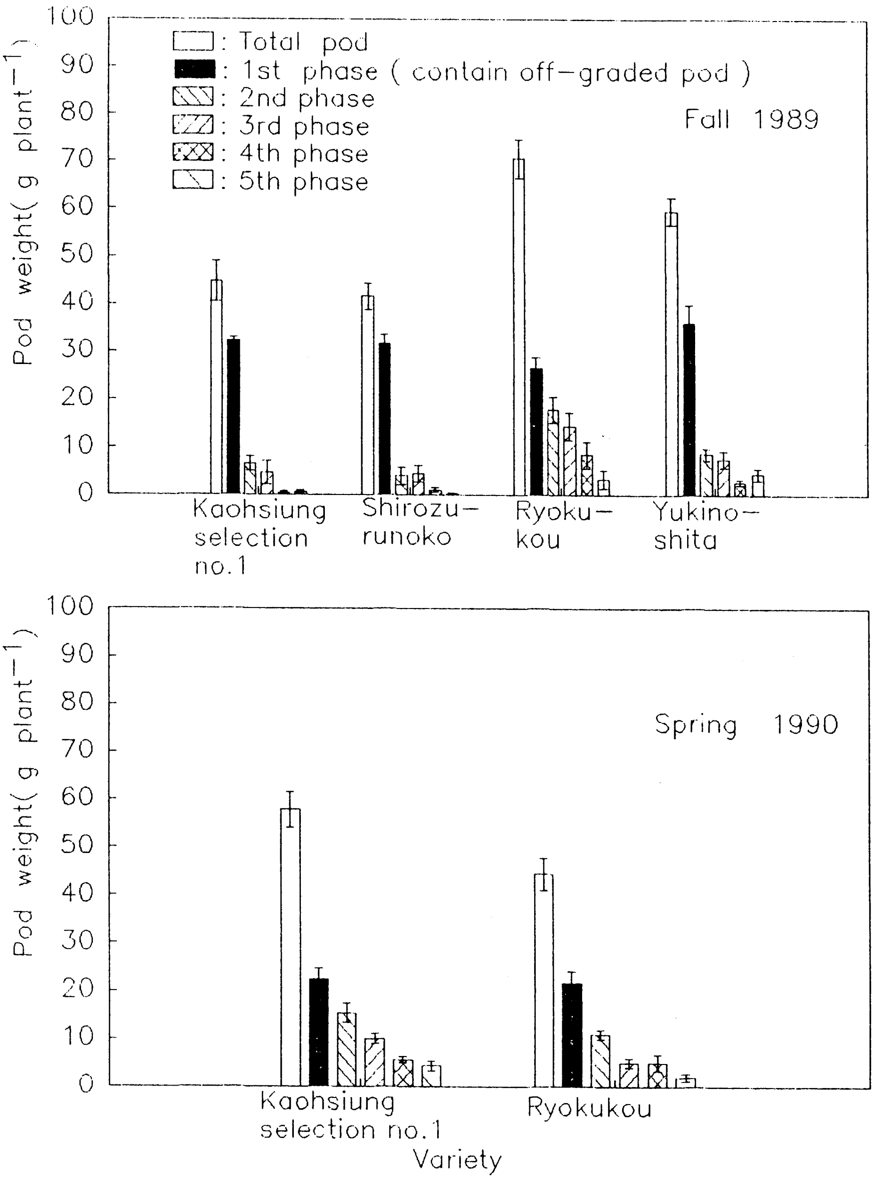

Fig. 2. Yield contribution from different flowers phase of four vegetable soybean varieties

Table 3. Contribution percentage of pod yield from different flower phases of two vegetable soybean varieties grown in the fall crop of 1989

Flowering phase	Shirozurunoko			Yukinoshita		
	Total pod wt.	Graded pod wt.	Off-graded pod wt.	Total pod wt.	Graded pod wt.	Off-graded pod wt.
	----------	----------	----------	%	----------	----------
1st	76.4	53.8	22.6	60.7	46.0	14.7
2nd	9.9	6.7	3.2	14.5	11.4	3.1
3rd	11.1	4.6	6.5	12.8	8.9	3.9
4th	1.9	0.0	1.9	4.7	1.4	3.3
5th	0.7	0.0	0.7	7.3	0.6	6.7
Total	100.0	65.1	34.9	100.0	68.4	31.6

Table 4. Contribution percentage of pod yield from different flower phases of two vegetable soybean varieties grown in the fall (1989) and spring (1990) crops

Flowering phase	Kaohsiung Sel. 1						Ryukukou					
	Total pod wt.		Graded pod wt.		Off-graded pod wt.		Total pod wt.		Graded pod wt.		Off-graded pod wt.	
	Fall	Spring	Fall	Spring	Fall	Spring	Fall	Spring	Fall	Spring	Fall	Spring
	----------	----------	----------	----------	----------	----------	%	----------	----------	----------	----------	----------
1st	72.0	38.9	69.8	35.8	2.2	3.1	37.5	48.9	36.5	40.6	1.0	8.3
2nd	14.8	26.6	11.0	22.8	3.8	3.8	25.4	24.6	24.4	19.0	1.0	5.6
3rd	10.5	17.3	5.6	12.4	4.9	5.0	20.5	11.1	19.2	7.5	1.3	3.6
4th	1.1	9.7	0.0	6.0	1.1	3.6	11.9	11.1	6.9	8.4	5.0	2.7
5th	1.6	7.5	0.0	4.5	1.6	3.0	4.7	4.3	1.6	2.3	3.1	2.0
Total	100.0	100.0	86.4	81.5	13.6	18.5	100.0	100.0	88.7	77.7	11.3	22.3

毛豆的經濟產量以合格莢重爲基礎，各品種不同花群的合格莢重明顯不同，1989 年秋作試驗調查資料顯示綠光明顯高於其他品種，較高之原因，主要在第一至第四花群莢果合格莢重高。高雄選一號、白鶴之子和雪之下，除了第一花群合格莢

重較高外，其他各花群合格莢產量均低。由各花群莢果對總合格莢產量貢獻度百分率比較時，白鶴之子第一花群合格莢佔 53.8% ，第二、三花群各佔 6.7% 和 4.6% ，第四、五花群完全爲不合格莢。雪之下第一花群合格莢貢獻度 46% ，第二花群 11.4% ，第三花群 8.9% ，第四、五花群均低於 2% (表 3)。高雄選一號第一花群合格莢比例高達 69.8% ，第二、三花群各爲 11.0% 和 5.6% ，第四、五花群均爲不合格莢；綠光第一花群合格莢貢獻度 36.5% ，第二花群貢獻度爲 24.4% ，第三花群亦達 19.2% ，第四、五花群較低，分別爲 6.9% 及 1.6% (表 4)。1990 年春作調查二個參試品種高雄選一號和綠光各花群合格莢產量之分佈，從第一至五花群均有合格莢，且隨花群延長而減少，高雄選一號各花群合格莢重對總合格莢產量貢獻百分率，依序爲 35.8、22.8、12.4、6.0 及 4.5，綠光則各爲 40.6、19.0、7.5、8.4 及 2.3 (表 4)。上述結果顯示毛豆合格莢產量高低，決定於始花後10-15 天內所形成的莢果發育與充實度。

不同開花群所形成的莢果重之差異

在毛豆莢果採收時，調查不同花群單一莢果鮮重，由表5資料可知莢果平均重量，不論是秋作或是春作，其平均單莢果鮮重均以第一花群莢果最重，隨著花群延後，鮮莢果平均重量逐漸降低，在各花群間均達顯著的差異。比較高雄選一號和綠光在期作對莢重之影響，從表 5資料顯示，兩品種鮮莢果平均重量，因生長期作環境因素不同有顯著的差異。高雄選一號春作莢重比秋作平均增加 14% ，綠光春作比秋作減少 8% 左右，此表示各品種有其最佳的生長季節，如高雄選一號適於春作表現高產，綠光則以秋作表現較佳 (圖 1)。

Table 5. Average fresh weight per pod from different flower phases of two vegetable soybean varieties grown in the fall (1989) and spring (1990) crops

Flowering phase	Kaohsiung Sel. 1		Ryokukou		Shirozu-runoko	Yukino-shita
	Fall	Spring	Fall	Spring	Fall	Fall
1st	2.67 a*	3.08 a	2.96 a	2.90 a	2.18 a	2.65 a
2nd	1.97 b	2.68 a	2.70 a	2.25 b	1.98 a	2.16 b
3rd	0.97 c	2.06 b	2.32 b	1.75 b	1.19 b	1.77 c
4th	0.82 c	1.68 b	1.97 b	1.70 c	0.98 c	1.38 d
5th	0.70 c	1.16 c	0.96 c	0.61 d	0.84 c	0.82 e
Mean	2.18 b	2.49 a	2.44 a	2.24 a	1.94 b	2.11 b

* Means with the same letter of a column are not significantly different at 5% level by Fisher's LSD.

不同開花群莢果在植冠層次間產量的表現與分佈

毛豆植株各節位皆可形成花序，然節位間或同節位花序有時差先後之別，其莢果生長發育受到環境因子及植株本身生理機能的影響而不同，因此以人為方式劃分開花群，探討早、晚開花群所形成的莢果產量是否與植冠層有關，並了解莢果在各節位間的分佈狀態。

從圖 3 資料所示，1989 年秋作四個參試品種植株各節位莢果產量明顯不同，高雄選一號在各節位分佈較均勻，合格莢之比例也高，但各節位莢果重量較低。白鶴之子大部份莢果重量分佈於低節位，尤其 0 至 4 節位莢果重量最多，不合格莢比例遠比高雄選一號為多，且各節位總莢果重量不高，所以合格莢產量低。綠光各節位總莢果重量均比其他品種為多，尤其第 1-3 節位莢果產量高於中、上節位，其各節位不合格莢重量比例低，為造成綠光合格莢產量高之原因。雪之下各節位莢果總重僅次於綠光，且莢果重量亦以第 1-3 節位高於中、上節位，然因 0 至 7 節位不合格莢重量比例高，使合格莢產量相對降低，與高雄選一號差異不顯著。

上述四品種莢果產量表現是由節位上之各花群形成的莢果重量所組成，進一步分析各花群莢果在節位之分佈，從圖 4 顯示，高雄選一號第一花群莢果分佈於第 1-8 節位，其中以第 2-7 節位莢果重量較多，不合格莢比例低。第二、三花群莢果重量少，均分佈於第 1-6 節位，不合格莢重量比例高，相對合格莢重量低。第四、五花群莢果更少，且全部是不合格莢，只分佈在中、下節位少數。白鶴之子第一花群莢果重量最多，分佈於第 1-7 節位，其不合格莢之比例除第7 節位較少外，其餘各節位均高。第二、三花群莢果重少，分佈在 0-5 五節位，不合格莢比例高。第四、五花群莢果也很少，分佈在 0-6 節位間，絕大部份比例為不合格莢。

綠光各花群莢果重量在節位之分佈，從圖 4 中所示，第一至三花群莢果重量分佈於每個節位，且各花群莢果產量也多，以第一花群莢果分佈於第 3-6 節位居多，第二花群則以第 1、2 及第 7、8 等四個節位居高，第三花群以下端 1、2 節位最多，此三個花群不合格莢比例低。第四、五花群莢果產量在參試品種中以綠光表現最多，雖然不合格莢比例較高，但合格莢亦比其他品種為高，此為綠光合格莢產量最高的因素。雪之下以第一花群莢果較多，分佈在第 1-8 節位，第二花群莢果分佈於第 1-7 節位，然以低節位較多，第三花群莢果分佈於第 1-6 節位，亦以低節位為主，第四、五花群莢果產量比綠光低，但比高雄選一號及白鶴之子為多，且分散於第 1-8 節位。事實上，雪之下各花群莢果產量僅次於綠光，唯各花群在各節位不合格莢比例均高，致合格莢產量遠低綠光。

根據上述資料，把各節位歸納為簡單植冠上、中、下層各三分之一，其不同花群莢果產量，由圖 5 資料可知，高雄選一號第一花群莢果以中層最多佔該花群莢果 45% ，其次為上層佔有 34% ，而下層最少，佔 21 % ，各層間不合格莢比例低。第二花群莢果集中於下層約佔 63% ，不合格莢比中、上層為多。第三花群莢果在中層居多，上、下兩層較少，而不合格莢明顯增加。第四、五花群集中在下層及中層均為不合格莢，對毛豆產量毫無意義。白鶴之子第一花群莢果以中層居多，約佔該花群莢果 39% ，其次為下層佔有 35% ，以上層最少，只有 26% ，而中、下層不合格莢多，在上層明顯較少。第二至五花群莢果主要分佈在中、下層，其中下層絕大部份為不合格莢。綠光各花群莢

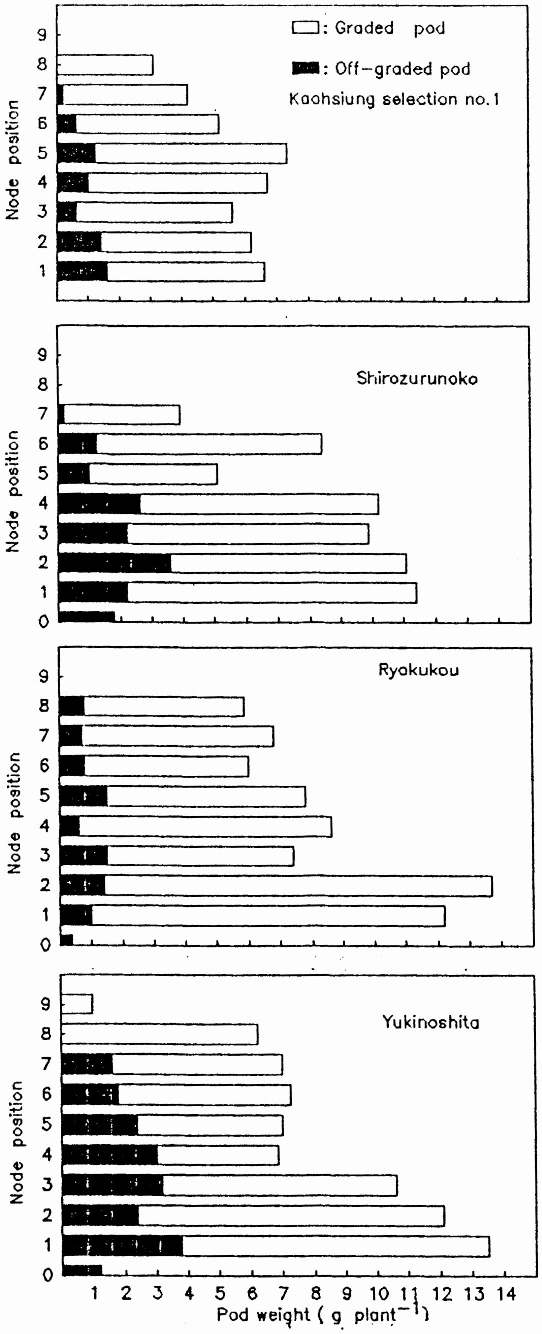

Fig. 3. Fresh weight of graded and off-graded pods from different nodes of four vegetable soybean varieties grown in the fall crop of 1989

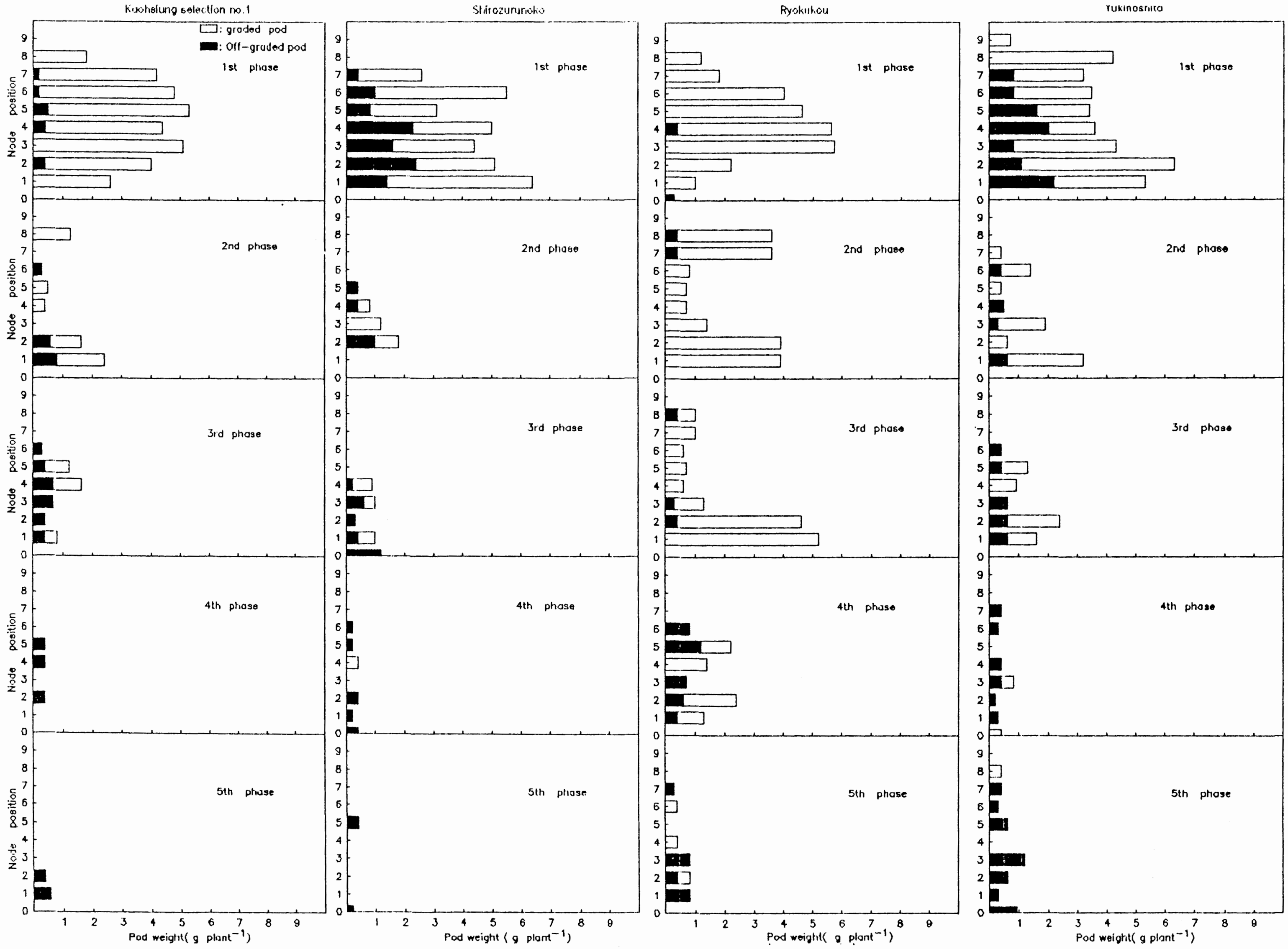

Fig. 4. Fresh weight of graded and off-graded pods from different nodes position at specific flowers phase of four vegetable soybean varieties grown in the fall crop of 1989

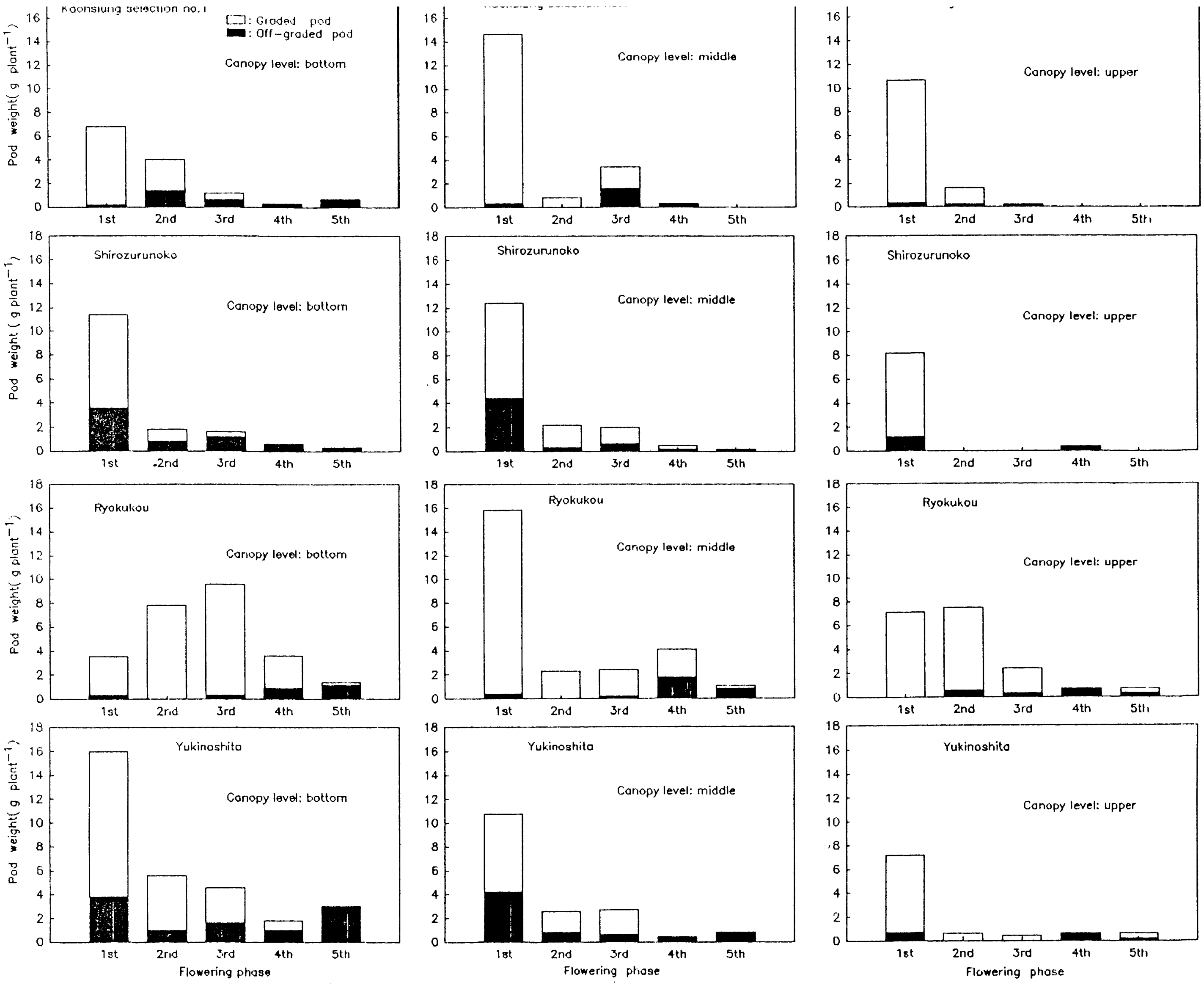

Fig. 5. Fresh weight of graded and off-graded pods from different flowers phase measured at various canopy level of four vegetable soybean varieties grown in the fall crop of 1989

果在植冠層次間的分佈由圖 5 所示，第一花群莢果以中層居高，上層居次，而以下層最少，分別佔該花群莢果 60、27 及13% 。第二花群莢果集中於上、下兩層各佔 43 與 44 % ，中層只有 13% 。第三花群莢果以下層爲主佔有 66% ，其他上、中兩層較少。第四、五花群莢果亦以中、下兩層居多，上層較少。至於不合格莢比例第一至三花群莢果，不論在上層或中、下均低，但在第四、五花群莢果則明顯增加。雪之下各花群莢果均以下層居多，中層居次，而以上層最少，其中上層不合格較少，中、上層明顯增加。

綜合此資料，所得到結果是所有參試品種，均以第一花群莢果產量最多，隨著花群延後而減少，各花群莢果在植冠層次間分佈，因品種開花結莢習性不同而異，不過大略可知，除第一花群莢果在高雄選一號、綠光明顯以中、上層居高，白鶴之子、雪之下則以中、下層居多外，第二至五花群莢果均以中、下層最多、上層最少，且不合格莢中、下層明顯較上層多，同時晚開花形成的莢果，不論在中、上或下層，不合格莢比例均高，甚至全部爲不合格莢，顯示植株後期開花所形成的莢果，對毛豆莢果產量並無經濟價值。

討　論

由表 1 及圖 1 參試四個品種中，綠光、雪之下總莢果數、總莢果重均比高雄選一號、白鶴之子多，有顯著的差異，綠光與雪之下，高雄選一號與白鶴之子之間均未達差異顯著水準；可是以合格莢數、合格莢重來比較時，綠光合格莢數、合格莢重顯著高於雪之下，高雄選一號亦顯著高於白鶴之子；反而使雪之下與高雄選一號差異不顯著，顯示毛豆總莢果產量高，並不代表其合格莢產量也高，必須使每個莢果均能合乎原料莢果規格之要求，產量才有意義。

從試驗中調查發覺，毛豆植株上絕大部份不合格莢果外形 (長×寬) 與合格莢相似，不合格莢果並非外形長度與寬度不足，而是莢果內種仁未達到原料莢果應有的厚度。早期學者提出，莢果在種子充實前，即有最大的長度與寬度 (Egli et al., 1981；Fraser et al., 1982)，且種子發育時莢果壁乾物重量繼續累積 (Egli and Leggett, 1976；Streeter and Jeffers, 1979；Thorne, 1979)，所以毛豆合格莢產量限制因素並不是外形，主要是受子粒生長發育的影響。

大豆種子生長發育除了因遺傳基因背景不同有差異外，生長環境因素亦爲控制種子生長的主要因子 (Egli, 1975；Egli et al., 1978)。此由圖 1 在同期作下品種間合格莢產量差異顯著及同品種不同期作間合格莢產量表現不同獲得證明。進一步分析產量構成要素得知，品種間或期作間各花群莢果產量表現有很大的差異，如高雄選一號、白鶴之子在秋作只有第一至三花群莢果產量較高，第四至五花群莢果很少，但在綠光或雪之下，除了第一至三花群莢果產量多之外，第四、五花群莢果產量亦不少 (圖 2) 。然由春作圖 2 結果顯示，高雄選一號從第一至第五花群均有莢果產生，總莢果產量比秋作高，而綠光雖然在各花群亦有莢果，但總莢果產量明顯比秋作少。由此可知，品種因遺傳基因組成不同，其開花結莢特性有很大的差異外，同時受生長環境因子的影響，隨之改變開花結莢特性。

大豆品種生產力對生長環境非常敏感且複雜，在構成產量過程中，開花數、有效莢重量、植冠層間之分佈及產量構成因素，均因開花時間的差異，產生明顯不同 (Yoshida et al., 1983b)，而子粒的生長發育與開花時

間亦有密切之關係(Egli et al., 1987)，尤其是毛豆採收期爲R期，距子粒完熟還有一段時間 (約15-20 天)，且採收之毛豆需充實飽滿度佳，因此開花習性、有效莢果數多寡及莢果內種仁生長發育三者之關係，實爲影響毛豆合格莢產量重要因素。

從秋作參試四個品種各花群莢果產量之表現可知，高雄選一號、白鶴之子、雪之下大部份莢果集中於第一至三花群，綠光雖在五個花群中均有莢果，然亦以前三群莢果佔多數 (表 4)。合格莢產量各品種均以早開的花群合格莢產量較高，花群愈延後合格莢重量減少，不合格莢果相對增加。春作高雄選一號和綠光莢果產量較分散於花群間，但以第一花群莢果產量較多，合格莢比例也高，愈晚花群其莢果產量少，合格莢比例低，不合格莢比例相對增加 (表 4)，與秋作呈相同趨勢。Tsai et al. (1992) 在毛豆植株開花習性中指出，高雄選一號秋作始花後，第二天即達盛花期，春作在始花後第 11 天達到盛花期，兩期作盛花期時間明顯不同，秋作短於春作。Yoshida et al. (1983a) 在大豆開花習性中指出有限生長型品種，其單株子實產量，約 70% 以上來自於始花後 10 天內花朵所形成的莢果，稱始花後 10 天內爲有效開花期 (effective flowering period)。

Gai et al. (1984) 在中國調查大豆有限生長型與無限生長型品種開花結莢特性中指出，有限型品種於始花後第 4 天至第 20 天所開花朵，結莢百分率較高。由本試驗各花群莢果總產量、合格莢重量或是各花群莢果產量對總莢果產量貢獻度 (表 3,4)，均與前述學者調查結果頗爲一致，尤其秋作表現更爲明顯。

毛豆莢果合格與否，主要視R期採收時莢果種仁厚度，是否達到 8 mm 左右、每莢果含有二粒以上種仁數，此特性牽涉種仁生長時充實能力及充實期，與開花時序息息相關。根據Yoshida et al. (1983a) 指出大豆始花後 10 天內結莢的子粒較其他時期結莢的子粒爲大。其他學者亦指出早開花形成莢果，其子粒大於晚開花形成莢果子粒，是因早開花莢果充實期較長，晚開花形成的莢果充實期縮短 (Egli et al., 1978 ; Gbikpi and Crookston, 1981 ; Yoshida et al., 1983a)。但 Spaeth and Sinclair (1984) 認爲子粒大小的變異受充實期長短與著莢位置的影響。氏等沒有考慮到早晚開花時序的差異，及莢果形成的時期。由試驗結果表 5 可知第一花群單一莢果平均重顯著高於第二花群或第三花群莢果，隨著愈晚開花群，單一莢果平均重愈低。

Egli et al. (1987) 認爲晚開花群形成的莢果，其子粒充實期較短，與早開花形成之莢果競爭同化產物，由於同化產物分配不足，使種子充實受到限制，此由去除早開花群之莢果時，晚開花群之莢果重增加獲得證明。

開花群莢果產量在植株各節位的分佈由結果可知，第一花群莢果產量在植株中、上層三分之一較多者，其合格莢比例較高，如高雄選一號、綠光。同樣花群在中、下層三分之一較多者，其合格莢比例較低如白鶴之子，雪之下。第二～五花群莢果均以中、下層三分之一居多，且愈晚開的花群，所形成的莢果不合格比率愈高，四個品種表現頗爲一致 (圖 4,5)。此現象 Yoshida et al. (1983b) 和Gai et al. (1984) 認爲是早開花子粒生育期較長，充實速率較快之結果。Tsai et al. (1992) 測高雄選一號第一至第三花群形成之莢果生長速率分別爲 25.1、17.9 和13.7 mg pod^{-1} day^{-1}。Lin and Nelson (1988) 及Nelson (1988) 亦認爲早開花群之莢果充實速率高，充實期長所以莢果子粒較大且飽滿。晚開花群之莢果子粒小飽滿度差爲不合格莢之原

因，可能莢果形成較遲，發育起點落後於早結莢者，養份競爭能力較弱所致。至於開花群莢果產量在節位之分佈，受品種開花習性與結莢能力所影響。

由整體資料獲得結論，欲使毛豆合格莢產量高，開花與結莢避免在短期間集中，以減少植株過度負荷，但是也不能太長，因此育種目標應以始花後 15 天內開花多、結莢率高，且分佈在植冠中、上層的莢果爲主，此處莢果合格莢比例高，對毛豆產量有利。另外在品種選拔上不能單以總莢果數爲依據，因總莢果數多並不表示合格莢多，所以除了總莢果數外，二粒仁以上莢果數及種仁充實飽滿度亦爲主要選拔標準。

致　　謝

本試驗爲第一作者博士論文之一部分，試驗經費承行政院農業委員會及國科會補助，謹此致謝。

引用文獻

1. Duthion, C. and A. Pigearire. 1991. Seed lengths corresponding to the final stage in seed abortion of three grain legumes. Crop Sci. 31: 1579-1583.
2. Egli, D. B. 1975. Rate of accumulation of dry weight in seed of soybean and its relationship to yield. Can. J. Plant Sci. 55: 215-219.
3. Egli, D. B., J. Fraser, J. E. Leggett, and C. G. Poneleit. 1981. Control of seed growth in soya beans (*Glycine max* (L.) Merrill). Ann. Bot. 48:171-176.
4. Egli, D. B. and J. E. Leggett. 1976. Rate of dry matter accumulation in soybean seed with varying source/sink ratios. Agron. J. 68:371-374.
5. Egli, D. B., J. E. Leggett, and J. M. Wood. 1978. Influence of soybean seed size and position on the rate and duration on filling. Crop Sci. 70:127-130.
6. Egli, D. B., R. A. Wiralaga, T. Bustaman, Z. W. Yu, and D. M. Tekrony. 1987. Time of flower opening and seed mass in soybean. Agron. J. 79:697-700.
7. Fehr, W. R. and C. E. Caviness. 1977. Stage of soybean development. Iowa State Unv. Coop. Ext. Serv. Agric. and Home Econ. Exp. Stn. Spec. Rep. 80.
8. Fraser, J., D. B. Egli, and J. E. Leggett. 1982. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. Agron. J. 74: 81-85.
9. Gai, J., R. G. Palmer, and W. R. Fehr. 1984. Bloom and pod set in determinate and indeterminate soybean grown in China. Agron. J. 76:979-984.
10. Gbikpi, P. J. and R. K. Crookston. 1981. Effect of flowering date on accumulation of dry matter and protein in soybean seeds. Crop Sci. 21:652-655.
11. Hanson, W. D. 1986. Control of dry matter accumulation in soybean seeds. Crop Sci. 26:1195-1200.
12. Lin, M. S. and R. L. Nelson. 1988. Effect of plant height and flowering date on seed yield of determinate soybean. Crop Sci. 28:218-222.
13. Nelson, R. L. 1988. Response to selection for time of flowering in soybean. Crop. Sci. 28:623-626.

14.Spaeth, S. L. and T. R. Sinclair. 1984. Soybean seed growth. 1. Timing of growth of individual seed. Agron. J. 76:123-127.

15.Streeter, J. G. and D. L. Jeffers. 1979. Distribution of total nonstructural carbohydrates in soybean plant having increased reproductive load. Crop. Sci. 19:729-734.

16.Thorne, J. H. 1979. Assimilate redistribution from soybean pod walls during seed development. Agron. J. 71:812-816.

17.Tsai, C. F., K. F. Chen, and T. M. Chu. 1994. Effect of flowering habit on pod development in vegetable soybean. J. Agric. Assoc. China NS 167:25-42.

18.Yoshida, K., F. Nomura, and K. Gotoh. 1983a. Significance of intra-plant flowering date in soybean seed production. I. Pod and seed development among different flowering dates. Japan. J. Crop Sci. 52:555-561.

19.Yoshida, K., F. Nomura, and K. Gotoh. 1983b. Significance of intra-plant flowering date in soybean seed production. II. Number of flowers, podding efficiency, nodal distribution of pods and yield components among different flowering dates. Japan J. Crop. Sci. 52:567-573.

Relationship between Flowering Habit and Pod Yield of Vegetable Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.)

Keng-Feng Chen[1] and Teh-Ming Chu[2]

[1] Kaohsiung District Agricultural Improvement Station, Pingtung, Taiwan, R. O. C.

[2] Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, R. O. C.

The purpose of this expriment was analyzed the relationship between graded pod yield and flowering behavior in vegetable soybean. The vegetable soybean varieties (Kaohsiung selection No.1, Shirozurunoko, Ryokukou and Yukinoshita) were used in this experiment. Results showed that yield of pods from the earlier flowers were higher than those from the late flower. Within fifteen days of initial flowering, most graded pods were formed which were located mostly on the middle to upper level of the plant canopy. Those flowers occurred after fifteen days of initial flowering were located on the lower one-third portion of the canopy and tended to produce off-graded pods. It is therefore suggested that high-yielding vegetative varieties is characterized by the ability of producing more flowers on the middle to upper level of the plant canopy within fifteen days after initial flowering.

Key Words: Vegetable soybean, Flowering habit, Plant canopy, Graded pod yield.

落花生型間雜交農藝性狀之遺傳變異

楊金興[1] 曾富生[2]
[1] 臺灣省農業試驗所農藝系
[2] 國立中興大學農藝學系

摘　要

本研究利用六個分屬於 Spanish、Valencia 及 Virginia 三種植物型各二品系之落花生爲材料，進行 6×6 半互交，分別於 1989 至 1992 年春作在農業試驗所進行 F_1 至 F_4 世代之田間試驗，探討落花生莢果及籽粒性狀各世代後裔族群之變異，以及組合力之變化，並比較型間及型內組合的差異性，以供育種之參考。結果顯示：所調查之八個性狀其族群之變異隨世代在之增加而擴大，且型間組合大於型內組合，而型間組合以亞種間雜交組合略大，在八個性狀中莢數、莢重、粒數及粒重等四個性狀的變異係數明顯大於莢果及籽粒長寬的變異係數，從 F_2 族群的超越分離調查亦顯示亞種間的雜交組合較高。在組合力分析結果，F_1 到 F_3 的 GCA 及 SCA 均方值大多數均呈顯著，而且 SCA 相對增加，顯示 SCA 的效應仍不能忽略，到 F_4 時 SCA 均不顯著。六個親本的 GCA 效應在不同世代差異頗大，很難判斷何者親本較優，因此以早期世代評估親本的優劣，可能會有偏差。比較型間及型內組合的 SCA 效應，從 F_1 到 F_4 變化亦大，型內組合在 F_3 及 F_4 多呈負效應，型間組合的Spanish × Virginia 及 Valencia × Virginia 組合從 F_2 到 F_4 多爲正效應。如針對莢果及籽粒性狀進行改良，以 Spanish 及 Velncia 兩種型的品系與 Virginia 型品系進行型間雜交可能較有利。

關鍵詞：落花生、型間雜交、遺傳變異、組合力。

前　言

栽培種落花生依生長習性可分爲 Virginia (ssp. *hypogaea* var. *hypogaea*)、Spanish (ssp. *fastigiata* var. *vulgaris*) 及 Valencia (ssp. *fastigiata* var. *fastigiata*) 三種植物型 (botanical type)，各型間雖各具特性但能互相雜交 (Gregory *et al.*, 1980；Hammons, 1973)。Virginia type植株呈半立或匍匐性，主莖不開花，分枝數多且生殖枝與營養枝交互分布於分枝上，成熟期晚，種子具休眠性，而莢果及籽粒較大，具有高產潛

能等特性 (Gregory *et al.*, 1980；Isleib and Wynne, 1983b；Wynne et al., 1970)；但在臺灣栽培均有籽粒不飽滿現象，影響產量及品質，因此很少栽培。Valencia type 與 Spanish type 同屬於 *fastigiata* 亞種，植株均呈直立性，分枝數較少約有 4 枝，主莖及分枝均可開花，成熟期較早，種子不具休眠性等特性。而 Spanish type 莢果及籽粒均較小且多爲兩粒型，臺灣栽培品種均以此型爲主，Valencia type 莢果較長且多爲多粒型者 (Gibbon *et al.*, 1972；Gregory *et al.*, 1980)，目前臺灣亦無此型之推廣品種。

雜交育種爲落花生品種改良最有利的方法 (Nordon, 1973)，爲了擴大遺傳的變異、建立廣大遺傳基礎及增加育種選拔的機會，利用型間及亞種間品種進行雜交，在落花生已普遍被利用 (Hammons, 1973；Layrisse *et al.*, 1980；Parker *et al.*, 1970；Swe and Branch, 1986；Wynne et al., 1975)，如能組合各型之優良特性，將有助於提高產量及品質 (Chiow and Wynne,1983；Hammons, 1971)。而在雜交育種過程中，選擇親本最影響育種成功與否之重要因素。因此，如何有效及正確的評估親本，當爲育種者重要的課題。全互交方法可提供良好的評估，以達到親本選擇的目的，雖然 Barker (1978) 認爲全互交方法對數量性狀遺傳之解釋存有若干缺失，但 Mather and Jinks (1971) 則認爲既使全互交法分析所得之遺傳訊息存有微小偏差，仍可提供有用的組合力訊息供親本選擇之參考。

在落花生，已有許多報告利用全互交方法於早期世代進行親本產量及其相關性狀的組合力分析，有的利用F_1 世代進行評估 (Wynne *et al.*, 1970；Manohran *et al.*, 1985；Anderson *et al.*, 1986；Swe and Branch, 1986；Dwivedi *et al.*, 1989)，也有利用 F_2 世代進行分析 (Wynne *et al.*, 1975；Gibori *et al.*, 1978；Layrisse *et al.*, 1980；Makne and Bhale, 1987)。落花生爲自交作物，以基因固定時爲選拔的最終對象。育種材料於自交幾代後其表現是否一致，是值得考慮的問題，因此，早期世代進行組合力分析必需與後期世代的實際表現具有高度相關性，才能獲得正確的訊息。Wynne (1976) 研究發現F_2 與 F_5 世代其產量的 GCA 效應具有顯著的相關性；Isleib and Wynne (1983b) 利用測交方法進行評估，亦認爲F_2 世代及親本的表現與 F_4 世代具有高度相關性，而 F_1 世代則無；Holbrook (1990) 亦指出親本與 F_2 、F_3 的表現具相關性，而且 F_2 與 F_3 之 GCA 效應均相似，但認爲在 F 世代進行評估並不適當。前述作者是在同時同地進行試驗，或認爲年度間爲均質性所得之結果；但基因型與環境交感作用普遍存在 (Sangha and Labana, 1982；Swe and Branch, 1986；Michaels, 1988；盧等，1990)；年度間之差異亦普遍存在。而一般育種方式是每年均繁殖後代，因此，如果要在早期世代評估親本及組合的好壞，則必需在不同年度的後代間具相關性。

本研究利用半互交 15 個組合的 F_1 至 F_4 世代，進行落花生莢果及籽粒性狀的族群變異的情形及組合力的變化，並比較型間與型內組合之差異性，以尋求最適當的雜交組合，供育種之參考。

材料與方法

利用六個變異性大的品系 (Spanish、Valencia 及 Virginia 各二品系) 進行 6×6 半互交，共有 15 個組合及親本進行田間試驗，從F_1 到F_4 世代分別於1989到1992年春作在臺中縣霧峰鄉臺台灣省農業試驗所進行，田間採用逢機完全區集設計，F_1 行株距45×20cm，行長 3m，重複 4 次，F_2 以後行株距

45×10 cm，行長 5 m，重複 6 次，每小區 F_1 世代4行，F_2 世代6行，F_3 世代8行，F_4 世代12行，親本均各1行，田間管理同一般慣行法，每公頃肥料用量 N：P_2O_5：K_2O＝20：60：40 Kg，於整地前一次撒施，成熟期逢機每組合收取 F_1 40 株，F_2 以後 200 株，親本各 10 株，調查單株莢果及籽粒性狀，包括莢數、莢重、粒數、粒重、莢長、莢寬、粒長及粒寬共 8 個性狀。上述 F_1 到 F_4 組合及親本之資料，以 Griffing (1956) 之 Method II，Model I 進行分析，以獲得一般組合力 (GCA) 及特殊組合力 (SCA) 效應之估值；並利用親本資料進行均質性分析，結果年度間並非均質，故未合併分析。

結　果

首先進行落花生型間及型內雜交組合之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數比較，將 15 個半互交 (不包括反交) 組合分成型內及型間組合，比較其 F_2 到 F_4 世代間在莢果及籽粒 8 個性狀的變異及其變化情形。由表 1 到表 8 之資料得知，在 8 個性狀中，型內雜交組合的變值小於型間雜交組合的變值，其中以變方值差異最大，尤其以莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀較爲明顯，莢果及籽粒大小等 4 個性狀較不明顯；而最小值的變化較無規則性，CV 值在型間及型內組合較無差異，但莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀 (40-60％) 明顯比莢果及籽粒大小等 4 個性狀 (15％ 以下) 較大。比較 F_2 到 F_4 世代的各變值變化情形，除了 CV 值無明顯變化外，其餘變值均呈隨世代之增加而增加的趨勢，其中以變方及變域最明顯，而且 8 個性狀中仍以莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀較明顯之變化，但粒長及粒寬則較無規則性。比較型間的三種雜交組合的變值，在莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀，以亞種間的雜交組合 (SP×VI 及 VA×VI) 略大於亞種內的雜交組合 (SP×VA)，而莢果及籽粒大小等 4 個性狀則以亞種內的雜交組合略大。

比較 F_2 世代超越分離之表現，結果六於表 9。在 8 個性狀中，各組合的單株超越最優親本的比率在 0-6.5％ 之間，其中型內組合及型間組合中的 SP×VI 組合在莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀的超越分離比率較高，均在 2.5％ 以上，而 VA×VI 組合則在莢果及籽粒大小等 4 個性狀的超越分離比率較高，雖然 SP×VI 組合在莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀的比率最高，但莢果及籽粒大小等 4 個性狀則最低，而 VA×VI 組合則相反，其莢果及籽粒大小等 4 個性狀最大，莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀最小，顯然從此種組合中選得高產又大莢大粒的機會較小。

在比較 F_1 到 F_4 世代組合力的均方值方面，資料列於表 10 到表 13。各世代的組合力均方值顯示從 F_1 到 F_3 大部份性狀的一般組合力 (GCA) 及特殊組合力 (SCA) 均呈顯著，表示在 F_3 世代以前兩種組合力均佔相當重要成分，如果進行早期選拔不可忽略特殊組合力所造成之影響。而到 F_4 世代時，其特殊組合力已呈不顯著，雖然有些性狀明顯較一般組合力均方值較高，但已影響不大。由表 14 中比較一般組合力及特殊組合力均方的比值，顯示一般組合力從 F_1 到 F_4 世代有漸漸減少之趨勢，尤其以莢重、粒數及粒重等3個性狀最明顯。

表 15 到表 18 資料爲六個親本在 F_1 到 F_4 世代的一般組合力效應估值，顯示各世代各親本的一般組合力效應有很大的差異，較難判斷何者親本較優，但從4 個世代中大略比較其變化可發現 Spanish type 兩個親本

表 1. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均每株莢數之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 1. Means values for pod number variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generations.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
	Within type	2.001	27.331	25.330	11.521	21.154	40.621
F_2	Among type						
	SP×VA	0.501	37.254	36.753	12.402	37.375	48.613
	SP×VI	1.002	29.752	28.750	14.814	34.191	39.944
	VA×VI	1.750	27.503	25.753	11.415	26.374	43.455
	Within type	2.663	18.001	15.332	9.702	26.284	49.012
F_3	Among type						
	SP×VA	4.001	36.253	32.252	12.945	46.035	51.634
	SP×VI	2.000	42.505	40.505	14.453	80.030	59.343
	VA×VI	2.331	23.752	21.421	10.034	22.312	45.782
	Within type	4.661	34.661	30.000	15.302	40.894	42.434
F_4	Among type						
	SP×VA	3.252	43.253	40.001	17.464	73.798	49.142
	SP×VI	5.002	49.754	44.752	20.652	62.285	38.213
	VA×VI	3.502	41.005	37.503	15.381	54.293	46.464

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 2. 落花生 F_2 -F_4 世代型間及型內組合平均莢重 (g) 之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 2. Means values for pod weight (g) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
	Within type	0.994	33.081	32.083	15.691	46.770	42.361
F_2	Among type						
	SP×VA	1.085	37.674	36.601	13.792	45.051	47.893
	SP×VI	1.732	31.560	29.832	15.171	35.301	38.901
	VA×VI	3.611	38.951	35.340	18.713	68.202	43.344
	Within type	2.767	33.267	30.500	14.880	53.331	49.304
F_3	Among type						
	SP×VA	2.850	43.050	40.675	17.299	74.525	49.707
	SP×VI	2.025	46.100	44.075	16.933	99.055	57.617
	VA×VI	2.475	40.300	37.825	18.577	82.440	48.997
	Within type	7.100	56.133	49.033	25.489	14.942	43.112
F_4	Among type						
	SP×VA	4.008	65.150	61.143	27.776	59.615	46.720
	SP×VI	5.350	63.975	58.625	29.594	23.937	37.519
	VA×VI	6.850	68.850	62.000	30.342	85.248	44.725

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 3. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均粒數之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 3. Means values for kernel number variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
F_2	Within type	5.334	56.334	51.000	23.142	99.762	43.003
	Among type						
	SP×VA	3.254	63.252	60.002	22.284	132.651	51.062
	SP×VI	4.752	54.501	49.751	20.071	112.081	40.824
	VA×VI	4.503	49.003	44.500	25.650	133.493	43.811
F_3	Within type	4.333	41.333	37.000	18.917	88.639	48.935
	Among type						
	SP×VA	3.925	63.250	59.325	23.256	157.234	53.150
	SP×VI	3.500	70.750	67.250	25.414	246.597	58.570
	VA×VI	4.000	53.250	49.250	18.907	124.491	46.934
F_4	Within type	8.333	74.667	66.333	31.842	183.543	43.494
	Among type						
	SP×VA	6.250	87.250	81.000	33.925	289.653	50.287
	SP×VI	8.500	88.000	79.500	39.920	222.081	37.340
	VA×VI	9.000	90.250	81.250	38.862	304.143	45.360

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 4. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均粒重(g)之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 4. Means values for kernel weight (g) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
F_2	Within type	0.912	23.741	22.835	11.101	25.692	44.401
	Among type						
	SP×VA	1.023	24.234	23.201	9.530	26.744	53.593
	SP×VI	1.695	23.382	21.780	11.143	21.253	41.212
	VA×VI	2.160	26.274	24.112	12.947	36.890	45.964
F_3	Within type	1.633	25.200	23.567	10.791	29.644	50.257
	Among type						
	SP×VA	1.950	31.575	29.625	12.250	39.278	51.106
	SP×VI	1.200	33.275	32.075	12.642	58.192	58.844
	VA×VI	1.400	29.375	27.975	10.660	44.480	51.062
F_4	Within type	4.800	40.800	36.000	18.015	60.391	44.151
	Among type						
	SP×VA	2.550	44.200	41.650	17.874	76.746	49.610
	SP×VI	3.775	44.100	40.325	20.960	41.961	37.090
	VA×VI	3.775	48.475	44.450	20.668	95.891	47.348

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 5. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均莢長 (cm) 之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 5. Mean values for pod length (cm) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
	Within type	2.197	3.523	1.326	3.017	0.0855	9.514
F_2	Among type						
	SP×VA	1.622	4.134	2.512	2.659	0.1487	14.112
	SP×VI	1.644	3.714	2.070	2.439	0.1039	13.031
	VA×VI	2.071	4.690	2.619	3.435	0.2230	13.774
	Within type	2.407	4.380	1.973	3.303	0.2004	13.246
F_3	Among type						
	SP×VA	1.965	4.245	2.280	3.036	0.2380	15.997
	SP×VI	1.905	3.633	1.728	2.717	0.1086	11.328
	VA×VI	2.468	5.013	2.545	3.659	0.2701	13.953
	Within type	2.520	4.280	1.760	3.402	0.0932	8.514
F_4	Among type						
	SP×VA	2.025	4.665	2.640	3.288	0.3104	16.938
	SP×VI	2.165	3.843	1.678	2.990	0.1218	10.321
	VA×VI	2.635	4.980	2.345	3.868	0.1970	11.178

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 6. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均莢寬 (cm) 之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 6. Mean values for pod width (cm) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
	Within type	1.167	1.328	0.603	1.353	0.0145	8.794
F_2	Among type						
	SP×VA	0.972	1.703	0.731	1.326	0.0237	11.592
	SP×VI	0.976	1.597	0.622	1.202	0.0151	10.045
	VA×VI	1.190	1.862	0.672	1.440	0.0211	9.621
	Within type	1.100	2.020	0.920	1.453	0.0314	12.252
F_3	Among type						
	SP×VA	0.780	1.950	0.920	1.414	0.0361	13.402
	SP×VI	0.960	1.585	0.625	1.294	0.0154	9.188
	VA×VI	1.060	1.885	0.825	1.556	0.0275	10.627
	Within type	1.093	1.860	0.767	1.365	0.0209	10.391
F_4	Among type						
	SP×VA	0.970	1.878	0.908	1.390	0.0329	12.974
	SP×VI	0.975	1.665	0.690	1.264	0.0171	9.908
	VA×VI	1.070	1.833	0.763	1.445	0.0210	9.870

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 7. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均粒長 (cm) 之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 7. Mean values for kernel length (cm) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
F_2	Within type	1.104	1.843	0.738	1.463	0.0016	2.671
	Among type						
	SP×VA	0.956	1.991	1.035	1.371	0.0037	4.455
	SP×VI	0.916	1.782	0.866	1.235	0.0032	4.402
	VA×VI	1.124	2.027	0.903	1.535	0.0031	3.647
F_3	Within type	1.087	1.953	0.890	1.543	0.0403	12.953
	Among type						
	SP×VA	0.995	1.950	0.955	1.480	0.0407	13.628
	SP×VI	0.975	1.663	0.688	1.351	0.0169	9.411
	VA×VI	1.380	2.385	1.005	1.961	0.0384	13.660
F_4	Within type	1.327	1.973	0.647	1.596	0.0144	7.239
	Among type						
	SP×VA	1.145	1.938	0.793	1.556	0.0266	10.476
	SP×VI	1.065	1.710	0.645	1.467	0.0103	6.824
	VA×VI	1.288	2.023	0.735	1.624	0.0204	8.403

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 8. 落花生 F_2-F_4 世代型間及型內組合平均粒寬 (cm) 之最大、最小、變域、平均值、變方及變異係數

Table 8. Mean values for kernel width (cm) variables of within and among plant type crosses in F_2-F_4 generation.

Generation	Cross*	Minimum	Maximum	Range	Mean	Variance	CV(%)
F_2	Within type	0.583	1.048	0.465	0.808	0.0008	3.523
	Among type						
	SP×VA	0.554	1.135	0.592	0.794	0.0012	4.512
	SP×VI	0.587	1.032	0.445	0.803	0.0007	3.406
	VA×VI	0.562	1.056	0.570	0.809	0.0009	3.742
F_3	Within type	0.592	1.008	0.410	0.852	0.0114	12.363
	Among type						
	SP×VA	0.621	1.335	0.710	0.855	0.0128	12.934
	SP×VI	0.523	1.063	0.535	0.882	0.0098	11.189
	VA×VI	0.524	1.054	0.533	0.868	0.0101	11.560
F_4	Within type	0.752	0.972	0.223	0.861	0.0023	5.439
	Among type						
	SP×VA	0.553	1.076	0.525	0.870	0.0064	8.899
	SP×VI	0.725	0.985	0.258	0.845	0.0027	5.988
	VA×VI	0.764	1.042	0.283	0.881	0.0028	5.933

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

表 9. 落花生 F_2 世代型內及型間組合超越最優親本之分離率 (%)

Table 9. Percentage of transgressive segregation for the higher parent within and among plant type crosses in F_2 population.

Cross*	Pod number	Pod weight	Kernel number	Kernel weight	Pod length	Pod width	Kernel length	Kernel width
Within type	2. 5	3. 7	2. 5	3. 4	0. 7	1. 8	0. 5	0. 6
Among type								
SP × VA	2. 2	0. 4	0. 6	0. 4	0. 5	0. 6	5. 8	2. 7
SP × VI	2. 8	4. 5	4. 5	4. 1	0. 0	1. 0	0. 3	0. 4
VA × VI	1. 0	0. 5	0. 4	1. 1	6. 5	2. 1	2. 5	2. 3

SP ： Spanish type VA ： Valencia type VI ： Virginia type

表 10. 落花生 F_1 世代八個性狀組合力之均方值

Table 10. Mean squares from the combining ability analysis of variance on F_1 generation for eight characters.

Characters	GCA	SCA	Error
Pod number	59. 8845**	5. 0921**	1. 2597
Pod weight (g)	19. 3689**	9. 2302**	2. 6725
Kernel number	150. 5834**	15. 9445**	5. 6526
Kernel weight (g)	14. 2555**	4. 6149**	1. 4214
Pod length (cm)	0. 6468**	0. 0138**	0. 0039
Pod width (cm)	0. 0412**	0. 0008	0. 0005
Kernel length (cm)	0. 0540**	0. 0046**	0. 0018
Kernel width (cm)	0. 0036**	0. 0012	0. 0007

*,** Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

GCA ： general combining ability effect.

SCA ： specific combining ability effect.

表 11. 落花生 F_2 世代八個性狀組合力之均方值

Table 11. Mean squares from the combining ability analysis of variance on F_2 generation for eight charactars

Characters	GCA	SCA	Error
Pod number	12. 6059**	2. 7907**	0. 7954
Pod weight (g)	36. 9674**	7. 1109**	1. 5078
Kernel number	75. 8566**	16. 7301**	3. 4766
Kernel weight (g)	13. 0000**	4. 1184**	0. 8262
Pod length (cm)	1. 0526**	0. 0421**	0. 0021
Pod width (cm)	0. 0612**	0. 0028**	0. 0003
Kernel length (cm)	0. 1314**	0. 0130**	0. 0007
Kernel width (cm)	0. 0036**	0. 0017**	0. 0002

*,** Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

G C A: general combining ability effect.

S C A: specific combining ability effect.

表 12. 落花生 F_3 世代八個性狀組合力之均方值

Table 12. Mean squares from the combining ability analysis of variance on F_3 generation for eight characters.

Characters	GCA	SCA	Error
Pod number	20. 6076**	3. 6148**	1. 6010
Pod weight (g)	7. 0911*	6. 3453*	2. 5170
Kernel number	29. 7582**	18. 2121**	5. 8280
Kernel weight (g)	4. 1016*	3. 4808*	1. 4850
Pod length (cm)	0. 4138**	0. 0564**	0. 0043
Pod width (cm)	0. 0371**	0. 0029**	0. 0009
Kernel length (cm)	0. 0240**	0. 0069**	0. 0009
Kernel width (cm)	0. 0002	0. 0004	0. 0003

*,** Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

GCA: general combining ability effect.

SCA: specific combining ability effect.

表 13. 落花生 F_4 世代八個性狀組合力之均方值

Table 13. Mean squares from the combining ability analysis of variance on F_4 generation for eight charactars.

Characters	GCA	SCA	Error
Pod number	18.5631	7.2096	9.4120
Pod weight (g)	6.1682	25.1330	22.5578
Kernel number	4.5393	59.1662	42.2600
Kernel weight (g)	0.6541	10.4715	11.5300
Pod length (cm)	0.4789**	0.0432	0.0260
Pod width (cm)	0.0221**	0.0033	0.0027
Kernel length (cm)	0.0227**	0.0054*	0.0028
Kernel width (cm)	0.0011	0.0001	0.0007

*,** Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

GCA: general combining ability effect.

SCA: specific combining ability effect.

表 14. 一般組合力及特殊組合力均方值在 F_1 -F_4 世代之比值

Table 14. Relative magnitude of mean squares (MS) for general (GCA) and specific (SCA) combining ability for eight characters measured in the F_1-F_4 generation.

Characters	MS (GCA)／MS (SCA)			
	F_1	F_2	F_3	F_4
Pod number	11.7602	4.5171	5.700	2.5747
Pod weight (g)	2.0984	5.1987	1.117	0.2454
Kernel number	9.4442	4.5341	1.634	0.0767
Kernel weight (g)	3.0890	3.1566	1.178	0.0624
Pod length (cm)	47.0378	24.9989	7.337	11.0807
Pod width (cm)	54.1974	21.6739	12.793	6.6837
Kernel length (cm)	11.7391	10.0860	3.478	4.1402
Kernel width (cm)	3.0603	2.0371	0.500	7.4000

GCA：general combining ability effect

SCA：specific combining ability effect

在莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀的一般組合力效應較高，而莢果及籽粒大小的 4 個性狀則相反，大部份爲較大的負效應；Virginia type 兩個親本與 Spanish type 相反，在莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀較多大的負效應，莢果及籽粒大小的 4 個性狀則較多大的正效應。

表 15. 六個落花生親本在 F_1 世代之一般組合力效應估值

Table 15. Estimates of general combining ability (GCA) effects in F_1 for eight characters of six peanut parents.

Parent*	Pod number	Pod weight (g)	Kernel number	Kernel weight (g)	Pod length (cm)	Pod width (cm)	Kernel length (cm)	Kernel width (cm)
A_2	3.3125	1.7852	4.2867	1.4974	-0.3651	-0.0742	-0.0778	0.0237
A_2	3.6188	2.0787	5.2614	1.7618	-0.3395	-0.0948	-0.0769	0.0212
B_1	-2.4094	-1.1429	-2.9262	-1.4232	0.3174	0.0815	0.0231	-0.0229
B_2	-0.9031	-0.2385	1.6457	-0.1929	0.1271	0.0296	-0.1447	-0.0167
C_1	-2.1188	-1.5182	-5.2762	-1.0964	0.1799	0.0612	0.1313	-0.0167
C_2	-1.5000	-0.9642	-2.9915	-0.5467	0.0802	-0.0032	0.0450	0.0115
S.E.(gi-gi)	0.5612	0.8174	1.1888	0.5962	0.0316	0.0100	0.0224	0.0141

*A_1, A_2 : Spanish type; B_1, B_2 : Valencia type; C_1, C_2 : Virginia type.

表 16. 六個落花生親本在 F_2 世代之一般組合力效應估值

Table 16. Estimates of general combining ability(GCA) effects in F_2 for eight characters of six peanut parents.

Parent*	Pod number	Pod weight (g)	Kernel number	Kernel weight (g)	Pod length (cm)	Pod width (cm)	Kernel length (cm)	Kernel width (cm)
A_1	0.3716	-1.7039	-1.5209	-0.7703	-0.4118	-0.0782	-0.1034	0.0288
A_2	1.4249	-2.4226	0.1708	-1.4234	-0.4457	-0.1245	-0.1665	-0.0185
B_1	-1.3622	1.6003	-0.3619	0.3793	-0.4752	0.1075	0.1222	-0.0076
B_2	0.9704	3.3224	5.3683	2.2687	-0.1777	0.0471	-0.0102	-0.0054
C_1	-1.6838	-0.8543	-4.0001	-0.4634	0.1769	0.0533	0.1688	0.0237
C_2	0.2791	0.0582	0.3439	0.0091	0.0276	-0.0053	-0.0109	-0.0209
S.E.(gi-gi)	0.3994	0.6140	0.9323	0.4545	0.0230	0.0089	0.1135	0.0070

*A_1 , A_2 : Spanish type; B_1, B_2 : Valencia type; C_1, C_2 : Virginia type.

表 17. 六個落花生親本在 F_3 世代之一般組合力效應估值

Table 17. Estimates of general combining ability (GCA) effects in F_3 for eight characters of six peanut parents.

Parent*	Pod number	Pod weight (g)	Kernel number	Kernel weight (g)	Pod length (cm)	Pod width (cm)	Kernel length (cm)	Kernel width (cm)
A_1	0.6471	-1.1261	-1.3801	-0.8127	-0.3420	-0.0678	-0.0506	0.0043
A_2	4.3553	1.2637	4.6827	1.3088	-0.4112	-0.1476	-0.1021	0.0021
B_1	-1.4784	0.7282	-1.7248	-0.1194	0.3883	0.0902	0.1187	-0.0127
B_2	-0.9997	1.5242	1.9009	1.1451	0.2727	0.1082	0.0099	0.0031
C_1	-1.2799	-1.5756	-2.3421	-1.1284	0.0163	0.0057	0.4742	0.0031
C_2	-1.2444	-0.8143	-1.1366	-0.3934	0.0760	0.0114	-0.0233	0.0001
S.E.(gi-gi)	0.8005	1.2585	2.9140	0.7425	0.0021	0.0004	0.0004	0.0001

*A_1, A_2 : Spanish type; B_1, B_2 : Valencia type; C_1, C_2 : Virginia type.

表 18. 六個落花生親本在 F_4 世代之一般組合力效應估值

Table 18. Estimates of general combining ability (GCA) effects in F_4 for eight characters of six peanut parents.

Parent*	Pod number	Pod weight (g)	Kernel number	Kernel weight (g)	Pod length (cm)	Pod width (cm)	Kernel length (cm)	Kernel width (cm)
A_1	2.1730	-1.2254	0.4687	-0.6768	-0.3571	-0.0771	-0.0902	-0.0168
A_2	3.0155	0.6798	1.2660	0.4002	-0.4517	-0.0863	-0.0807	-0.0186
B_1	-1.1670	2.1563	-0.5175	0.3389	0.3961	0.0807	0.0963	0.0219
B_2	-2.6602	-0.1439	0.8565	0.0657	0.3023	0.0884	-0.0014	0.0142
C_1	-0.7890	-0.7429	-0.4452	0.1257	0.1348	-0.0021	0.0663	-0.0063
C_2	-0.5722	-0.7239	-1.6285	-0.2536	-0.0244	-0.0036	0.0096	0.0057
S.E.(gi-gi)	2.1693	3.3578	4.5967	2.4010	0.1140	0.0374	0.0374	0.0020

*A1, A_2 : Spanish type; B_1, B_2 : Valencia type; C_1, C_2 : Virginia type.

比較型間及型內組合特殊組合力的效應，結果列於表 19。在型內組合中莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀之特殊組合力應，在 F_1 世代為正效應，從 F_2 世代起為負效應且隨世代之增加其負效應加大；而莢長及粒長在 4 個世代的均為正效應，粒寬除 F_3 世代為負效應外，其餘 3 個世代均為正效應，在型間組合中莢數、莢重、粒數及粒重

等4個性狀，SP×VA組合在F_1時有最大的正效應，但到F_2世代以後均呈負效應，且隨世代之增加而增大，此與型內組合的變化類似；而SP×VI組合的變化則相反，其F_1世代均爲負效應，到F_2世代以後均爲正效應，且有較大的正效應；而VA×VI組合在此4個性狀中亦有由負效變正效應之趨勢；在莢果及籽粒大小的特殊組合力效應中，較難看出有規則性之變化，但以SP×VI組合大部份爲負效應，而VA×VI組合有較多的正效應。綜合觀之，型間組合中的SP×VI組合，在8個性狀中前4個性狀爲最大的正效應，後4個性狀有最大的負效應値得注意。

表 19. 落花生 F_1-F_4 世代型間及型內組合之特殊組合力效應比較

Table 19. Estimates of specific combining ability (SCA) effects for eight characters of F_1-F_4 within and among peanut type crosses.

Parent*	Cross Cross	Pod number	Pod weight (g)	Kernel number	Kernel weight (g)	Pod length (cm)	Pod width (cm)	Kernel length (cm)	Kernel width (cm)
F	Within type	0.1191	0.0904	0.7416	0.2485	0.0656	0.0022	0.0213	-0.0099
	Among type								
	SP×VA	2.0888	3.0527	2.4890	1.8457	-0.0937	0.0165	0.0684	0.0277
	SP×VI	-1.1080	-1.8612	-2.0418	-1.4709	-0.0815	-0.0194	-0.2134	-0.0182
	VA×VI	-0.8987	-3.4886	-1.2970	-0.8289	0.0958	0.0144	-0.0290	-0.0248
F	Within type	-1.3144	-0.5284	-1.8480	-0.2851	0.0886	0.0190	0.0531	0.0093
	Among type								
	SP×VA	-0.9659	-2.4472	-4.5347	-2.0948	-0.1655	0.0148	0.0378	-0.0032
	SP×VI	1.8831	1.4124	3.6257	1.0635	-0.1644	-0.0566	-0.1179	0.0007
	VA×VI	-0.3544	0.4303	-0.0063	0.4393	0.1139	0.0090	-0.0104	0.0165
F	Within type	-2.1468	-2.0700	-4.0626	-1.4288	0.1321	0.0253	0.0596	-0.0099
	Among type								
	SP×VA	-0.2498	-0.9933	-1.6485	-0.8445	-0.0890	-0.0060	-0.0231	-0.0054
	SP×VI	1.2876	1.0030	2.3646	0.8507	-0.1219	-0.0342	-0.0665	0.0120
	VA×VI	0.5723	1.5249	2.3308	1.0629	0.1118	0.0212	0.0121	0.0074
F	Within type	-2.0097	-3.0464	-4.6112	-1.4909	0.0157	-0.0029	0.0368	-0.0038
	Among type								
	SP×VA	-0.6018	-1.5071	-3.5623	-1.6633	-0.0446	0.0215	0.0342	0.0065
	SP×VI	1.3497	2.1127	3.6593	1.6819	-0.0461	-0.0519	-0.0433	-0.0009
	VA×VI	0.7588	1.6787	3.3614	1.1245	0.0790	0.0027	-0.0185	-0.0027

*SP：Spanish type; VA：Valencia type; VI：Virginia type.

討　　論

雜交育種的目的，乃在利用雜交創造變異，再由變異中選拔優良個體，以達到新品種的育成。落花生品種改良亦以雜交育種爲最有利的手段之一 (Nordon, 1973)，爲了擴大遺傳的變異、建立廣大遺傳基礎及增加育種選拔的機會，利用型間及亞種間品種進行雜交，以導入或結合有利的特性而獲得品種的改良，在落花生已普遍被利用 (Hammons, 1973；Layrisse *et al*., 1980；Parker *et al*., 1970；Swe and Branch, 1986；Wynne *et al*., 1975)。本試驗利用三種不同植物型各 2 個品系進行半互交共 15 個組合，再劃分成型間及型內組合，以比較其差異性，從 F_2 到 F_4 世代在所調查之 8 個性狀中，不論型內或型間組合，其變異範圍及變方均隨世代之增加而擴大，甚至於組合的平均值也有增加的趨勢，落花生爲自交作物，以其遺傳固定時爲選拔的最終目標，顯然在愈晚世代進行選拔愈有利，有更大的機會選得理想之優良單株。由型間及型內比較結果，顯示型間組合有較大的遺傳變異，在型間組合中又以亞種間雜交組合 (SP×VI 及 VA×VI) 的變異較大，而且在 F_2 世代亦有較高比率的超越分離現象，具有較高的育種潛能，與 Wynne *et al* (1975a,b) 及 Isleib and Wynne (1983a) 所得結果相似，均符合兩親血緣越遠其後代族群變異越大之理論。

雜交親本的選擇是決定育種目標成功與否的關鍵所在，因此，如何在不同類型落花生之雜交組合中，探討其雜交候裔族群的遺傳變化，及運用組合力分析，獲得親本的選擇及基因作用形式的訊息，可供作育種之參考，乃是十分重要。由本試驗結果顯示，一般組合力及特殊組合力均方值從 F_1 到 F_3 世代在 8 個性狀大部份均呈顯著，而到 F_4 時特殊組合力都不顯著，因此在 F_4 世代以後才選拔將可避免因特殊組合力所造成之偏差；六個親本的一般組何合力效應，在 4 個世代分析結果差異頗大，相關性低較難判斷何種 type 的親本較優，但一般而言，Spanish type 兩個親本對莢數、莢重、粒數及粒重等 4 個性狀的正效應較大，Virginia type 則以莢果及籽粒大小等 4 個性狀的正效應較大，因此，以此兩種 type 進行型間雜交將可得互利互補，對莢果及籽粒性狀的改良較有利益。

一般而言，利用 F_1 後裔組合力分析，判斷親本的潛能，最省勞力及符合落花生育種程序之方法之一，因此常被利用進行分析 (Wynne *et al*., 1970；Manohran *et al*., 1985；Anderson *et al*., 1986；Swe and Branch, 1986；Dwivedi *et al*., 1989)，但分析結果與後期世代的分析結果不同 (Wynne, 1976；Isleib and Wynne, 1983；Holbrook, 1990)，因此認爲在 F_1 世代進行評估並不適當。前述作者是在同時同地進行試驗，或認爲年度間爲均質性所得之結果；但基因型與環境交感作用普遍存在 (Sangha and Labana, 1982；Swe and Branch, 1986；Michaels, 1988；盧等，1990)；年度間之差異亦普遍存在。而一般育種方式是每年均繁殖後代，因此，如果要在早期世代評估親本及組合的好壞，則必需在不同年度的後代具相關性，本試驗在不同年度分析結果各世代間的相關性均低，實不適宜在早期世代進評估後代的好壞或親本的潛能。

引用文獻

1. 盧煌勝、楊金興、曹文隆。1990。基因型與環境交感效應變方成分劃分在落花生品系試驗中環境評估之應用。 中華農業研究 39：174-181。

2. Anderson, W. F., J. C. Wynne, C. C. Green, and M. K. Beute. 1986. Combining ability and heritability of resistance to early and late leaf spot of peanut. Peanut Sci. 13:10-14.

3. Baker, R. J. 1978. Issue in diallel analysis. Crop Sci. 18: 533- 536.

4. Chiow, H. Y. and J. C. Wynne. 1983. Heritabilities and genetic correlation for yield and quality traits of advanced generations in a cross of peanut. Peanut Sci. 10:13-17.

5. Dwivedi, S. L., K. Thendapani, and S. N. Nigam. 1989. Heterosis and combining ability studies and relationship among fruit and seed characters in peanut. Peanut Sci. 16:14-20.

6. Gibbons, R. W., A. H. Bunting, and J. Smartt. 1972. The classification of varieties of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). Euphytica 21:78-85.

7. Gibori, A., J. Hillel, A. Cahaner, and A. Ashri. 1978. A 9 × 9 diallel analysis in peanuts (*A. hypogaea* L.). Flowering time, tops weight, pod yield per plant, and pod weight. Theor. Appl. Genet. 53:169-179.

8. Gregory, W. C., A. Krapovickas, and M. P. Gregory. 1980. Structure, variation, evolution, and classification in Arachis. *In*: Advanced in Legume Science. Royal Bot. Gardens, Kew, UK. pp. 469-481.

9. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9:463-493.

10. Hammons, R. O. 1971. Inheritance of infloresences in main stem leaf axils in *Arachis hypogaea* L. Crop Sci. 11:570-571.

11. Hammons, R. O. 1973. Genetics of *Arachis hypogaea*. In: Peanuts - Culture and Uses. Amer. Peanut Res. Educ. Assoc. Inc., Stillwater, Okla. pp. 135-173

12. Holbrook, C. C. 1990. Utility of early generation diallel analysis for predicting parental potential for yield and yield components in peanuts. Peanut Sci. 17:9-11.

13. Isleib, T. G. and J. C. Wynne. 1983a. Heterosis in testcrosses of 27 exotic peanut cultivars. Crop Sci. 23:832-841.

14. Isleib, T. G. and J. C. Wynne. 1983b. F_4 bulk testing in testcrosses of 27 exotic peanut cultivars. Crop Sci. 23:841-846.

15. Layrisse, A., J. C. Wynne, and T. G. Isleib. 1980. Combining ability for yield, protein and oil of peanut lines from South American centers of diversity. Euphytica 29:561-570.

16. Makne, V. G., and N. L. Bhale. 1987. Combining-ability analysis for yield, protein and oil in groundnut. Indian J. Agric. Sci. 57:617-621.

17. Manohran, V., P. Vindhiyavarman, N. Sundaram, and S. Thangavelu. 1985. An analysis of combining ability in groundnut. Madras Agric. J. 72:601-605.

18. Mather, K. and J. L. Jinks. 1971. Biometrical Genetics. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York. 382p.

19. Michaels, T. E. 1988. Effect of selection for emergence and maturity on yield of Ontario peanuts. Peanut Sci. 15:69-72.

20. Norden, A. J. 1973. Breeding of the cultivated peanut. In: Peanuts - Culture and

Uses. Amer. Peanut Res. and Educ. Assoc. Inc., Stillwater, Okla. pp.175-208.

21. Parker, R. C., J. C. Wynne, and D. A. Emery. 1970. Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. I. F seedling responses in a controlled environment. Crop Sci. 10:429-432.

22. Sangha, A. S., and K. S. Labana. 1982. Diallel analysis in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). Part 2. Pod number and pod yield. Theor. Appl. Genet. 64:59-63.

23. Swe, S. T. and W. D. Branch. 1986. Estimates of combining ability and heterosis among peanut cultivars. Peanut Sci. 13:70-74.

24. Wynne, J. C. 1976. Evaluation of early generation testing in peanuts. Peanut Sci. 3: 62-66.

25. Wynne, J. C., D. A. Emery, and P. W. Rice. 1970. Comobining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. II. Field performance of F hybrids. Crop Sci. 10:713-715.

26. Wynne, J. C., J. O. Rawlings, and D. A. Emery. 1975. Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. III. F generation of intra- and intersubspecific crosses. Peanut Sci. 2:50-54.

Genetical Variations of Agronomical Traits in Different Plant Type Crosses of Peanut

K. H. Yang[1] and F. S. Thseng[2]

[1] Department of Agronomy, Taiwan Agricultural Research Institute, Wufeng, Taichung, Taiwan 413, ROC.

[2] Department of Agronomy, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan 402, ROC.

Six peanut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes, including two of each from Spanish, Valencia, and Virginia types, representing a wide range of genetic diversity, were selected as the parents. A 6 × 6 half-diallel mating design was followed from F_1 to F_4 for evaluating the population genetic variability and combining ability of pod and seed traits.

The changes in population genetic variability and combining ability parameters among the F_1 and the resulted subsequent generation and the performances of the parameters of inter- and intra-type crosses were investigated. The population variability of crosses increased from F_1 to F_4 , and those of intertype were larger than intratype of subspecific crosses. The parents and

progenies, F_1 to F_4 generations, were tested in the spring crops of 1989 and 1992. Experimental results indicated that both general and specific combining abilities (GCA and SCA) were significant in most cases. Furthermore, the GCA effects were higher than SCA effects for all traits in the F to F generations. However, theratios of GCA/SCA were low in the later generations. This suggests that the SCAeffects might bemore importantin advancedgeneration. The GCA effects of the sixparents estimatedfrom theF andfrom the subsequent generations varied. Thisfact indicates that combiningability parameters estimated from theearlygeneration mightnot be effective for predicting the performance in later or subsequent generations. Comparing SCA effects of inter- and intra-type crosses showed that Spaniah type × Virginia type and Valencia type × Virginia type combinations had more positive effecets from F_2 generation, Spanish type × Valencia type combinations had negative effects for most traits from F_2 generation. This result suggests that crosses between Spanish or Valencia type with Virginia type peanut were promising combinations for pod and seed traits improvement.

Key words : Peanut (*Arachis hypogaea* L.), Plant types crosses, Genetic variations, combining ability.

雜糧作物生產技術改進研討會專刊

主　編：臺灣省農業試驗所
發行人：杜金池
發行者：臺灣省農業試驗所
地址／臺中縣霧峰鄉萬豐村中正路189號
電話／(04)330-2301
傳真／(04)330-2806
承印者：寶成電腦文字排版坊
地址／臺中市建成路300號
電話／(04)213-0862
傳真／(04)211-1655

中華民國八十四年五月出版